P2 2 60

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XXVII

FASCICULE 2

Léonidas TSACAS

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT DE LA TÊTE ET DES PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE (DIPTÈRES)

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1962

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R 2603

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome XXVII, Fascicule 2. — 1962

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT DE LA TÊTE ET DES PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE (DIPTÈRES)

par

Léonidas TSACAS

SOMMAIRE

INTRODUCTION 149
TAXINOMIE 150
MATÉRIEL ET TECHNIQUE 151

PREMIÈRE PARTIE
GÉNÉRALITÉS

I. DESCRIPTION DES LARVES DES *Rhagionidae* 153
II. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE LARVAIRES 154
A. Terrestres (154). B. Aquatiques (156).

DEUXIÈME PARTIE
ÉTUDE DES TROIS TYPES LARVAIRES

CHAPITRE I. **Chrysopilus auratus** F.
I. OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES 157
II. DESCRIPTION DE LA LARVE 158
III. TÊTE 161
A. Eléments squelettiques 161
B. Pièces buccales 165
a) Labre et Epipharynx (166). *b*)Cibarium et Pharynx (167). *c*) Labium. Hypopharynx. Salivarium (168). *d*) Complexe mandibulo-maxillaire (170).
C. Fonctionnement de la tête 175
a) Progression dans la terre (175). *b*) Absorption de la nourriture (177).

Source : MNHN, Paris

Chapitre II. Rhaglo acolopaceus L.

I. Observations biologiques et écologiques 182
II. Description de la larve 183
III. Tête 186
A. Eléments squelettiques 186
B. Pièces buccales 188
a)Labre et Epipharynx (188). *b*) Cibarium et Pharynx (189). *c*) Labium. Hypopharynx. Salivarium (190). *d*) Complexe mandibulo-maxillaire (192).
C. Fonctionnement de la tête 197

Chapitre III. Vermileo vermileo DeG.

I. Description de la larve 200
II. Tête 201
A. Eléments squelettiques 201
B. Pièces buccales 205
a) Labre et Epipharynx (205). *b*) Cibarium et Pharynx (206). *c*) Labium. Hypopharynx. Salivarium (207). *d*) Complexe mandibulo-maxillaire (208).
C. Fonctionnement de la tête 213

Troisième Partie

Chapitre I. Comparaison de la tête et des pièces buccales des trois types étudiés 216
I. Capsule céphalique 216
a) Plaque dorsale (216). *b*) Antennes (218). *c*) Champ d'épines (218). *d*) Plaques verticales (218). *e*) Bâtonnets tentoriaux (219).
II. Pièces buccales 220
a) Labre et Epipharynx (220). *b*) Cibarium et Pharynx (220). *c*) Labium. Hypopharynx. Salivarium (221). *d*) Complexe mandibulo-maxillaire (221).
Chapitre II. Rapport entre la taille de la tête et le mode de vie des larves 223
Conclusions 226
Explication des lettres communes a plusieurs figures 232
Bibliographie 233

Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Les problèmes posés par la morphologie comparée de la tête des larves des Diptères sont d'un très grand intérêt. Depuis la fin du siècle dernier un nombre important de travaux leur ont été consacrés. Les uns concernant des familles ou même des espèces isolées, les autres, des groupes plus importants ou l'ensemble de l'ordre.

Les recherches les plus importantes ont pour objet l'étude du problème de la réduction extrême de la tête des larves des Cyclorrhaphes et de l'origine des crochets buccaux des larves de ce même groupe. Ces études, si elles n'ont pas résolu définitivement ces problèmes, ont cependant contribué à une meilleure compréhension des filiations entre les divers groupes de l'ordre.

Les Brachycères Orthorrhaphes se situent entre les Nématocères, dont les larves possèdent une tête plus ou moins normale, et les Cyclorrhaphes, dont la « tête » larvaire est hautement spécialisée, réduite et invaginée dans le thorax.

Les *Rhagionidae*, petite famille d'environ 400 espèces réparties sur tout le globe, se placent dans le groupe des Brachycères Orthorrhaphes. L'intérêt de cette famille est double : d'une part la tête larvaire y présente des caractères particuliers de grande importance ; d'autre part, les groupes de genres qui la constituent ont des larves très différentes.

L'étude des larves de cette famille a été plutôt négligée à l'exception de celles de *Vermileo* qui, par leurs mœurs semblables à celles des Fourmilions, ont fait l'objet de certains travaux concernant surtout leur biologie et leur éthologie.

La ressemblance, plutôt superficielle, de la tête larvaire des *Rhagionidae* avec celle des *Tabanidae* a d'autant plus détourné les chercheurs de la première de ces familles que ses représentants imaginaux ne sont pas vecteurs de maladies d'animaux domestiques. Il faut ajouter également la difficulté de se procurer ces larves et la petitesse de leur tête.

Le nombre d'espèces des *Rhagionidae* dont nous connaissons les stades larvaires est très restreint. Seuls sont identifiés les états juvéniles de quelques espèces des genres *Vermileo*, *Vermitigris*, *Lampromyia*, *Atherix*, *Rhagio*, *Chrysopilus*, *Ptiolina* et *Symphoromyia*. De ces larves, celles appartenant aux genres *Vermileo*, *Atherix*, *Rhagio* et *Chrysopilus*, sont susceptibles d'être récoltées en nombre suffisant pour une étude approfondie.

J'ai choisi pour mon travail les trois espèces : *Vermileo vermileo* DeG., *Rhagio scolopaceus* L. et *Chrysopilus auratus* F. pour deux raisons : j'ai pu récolter leurs larves en nombre suffisant et, d'autre part, elles représentent les principales sous-familles des *Rhagionidae*.

Source : MNHN, Paris

Le but de ce travail est l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête larvaire des trois types choisis. Basée sur cette étude, a été tentée la compréhension des relations entre les divers groupes de la famille et de celles de l'ensemble de celle-ci avec les familles voisines des Diptères Brachycères.

L'analyse du fonctionnement de la tête a exigé de nombreuses observations biologiques et écologiques sur les larves étudiées.

Dans la présente étude sont considérées les structures sclérotisées et la musculature. Le système nerveux, sauf le ganglion frontal et ses connections, n'a pu être examiné, étant données la petitesse des capsules céphaliques et leur dureté, qui ne permet pas l'obtention de coupes histologiques satisfaisantes.

Avant d'aborder l'exposé de mes recherches, je suis heureux de pouvoir exprimer ici ma profonde gratitude à M. le Professeur E. Séguy qui, dès mon arrivée en France m'a accueilli dans son Laboratoire et m'a offert toutes les possibilités de travail.

Je remercie très vivement M. le Professeur Grassé, Membre de l'Institut, qui a bien voulu accepter de présider mon Jury.

Ma respectueuse reconnaissance va également à M. le Professeur G. Teissier qui m'a donné dans son Laboratoire de Gif-sur-Yvette tous les moyens nécessaires à mes recherches et a suivi mon travail avec intérêt et sympathie.

Je garde à mon Maître, M. le Professeur B. Possompès, une très vive et affectueuse reconnaissance pour tout l'intérêt et l'extrême bonté qu'il m'a constamment témoignés. Il a orienté mes recherches sur les Diptères Brachycères Orthorrhaphes et m'a toujours aidé et encouragé à continuer dans cette voie.

I. TAXINOMIE

La position de la famille des *Rhagionidae* parmi les *Homeodactyla*, près des *Tabanidae*, est établie depuis très longtemps ; mais sa taxinomie a été très remaniée. Je donne ci-dessous un aperçu succinct de ces remaniements.

Lindner (1925), dans sa révision des espèces Paléarctiques, reconnaît six sous-familles :

1. *Erinninae*,
2. *Coenomyiinae*,
3. *Vermileoninae*,
4. *Bicalcarinae*,
5. *Rhagioninae*,
6. *Chrysopilinae*.

A celles-ci on peut ajouter les *Arthrotelinae* (Bezzi, 1926) (Sud-Africains) et *Arthroceratinae* (Néarctiques, récemment retrouvés au Japon).

Les *Erinninae* et *Coenomyiinae* érigées en familles par Kertesz (1908) et Westwood (1840), respectivement, ont été considérées comme telles par les auteurs après Lindner (1925).

Source : MNHN, Paris

Les *Bicalcarinae* comprennent le genre monospécifique *Bicalcar* Lind. qui a été reconnu par HENNIG (1955) synonyme de *Chrysopilus* Macq.

Les *Rhagioninae* et *Chrysopilinae* ont été fusionnés pour constituer une seule sous-famille sous le premier nom (HENNIG, 1952, FREY, 1954).

Les *Arthrolelinae*, sous-famille fondée par BEZZI (1926) pour le genre *Arthroteles* Bez. sud-africain, n'est plus reconnue et STUCKENBERG (1955) range ce genre parmi les *Erinninae*.

FREY (1954) crée une nouvelle sous-famille, les *Spaniinae* pour les genres *Spania* Meig., *Cechenia* Czil., *Ptiolina* Zett., *Omphalophora* Beck. Les *Arthroceratinae* constituent une sous-famille bien caractérisée.

Les *Vermileoninae* posent un problème plus délicat. La morphologie et la biologie des larves sont très différentes de celles des autres *Rhagionidae* connues. En revanche les adultes sont plus proches des autres groupes de la famille.

Il faut rappeler encore que le genre *Hilarimorpha* a été retiré des *Chrysopilinae* par HENDEL pour former une nouvelle famille, les *Hilarimorphidae*.

De ce bref exposé, il ressort très nettement combien la taxinomie des *Rhagionidae* était confuse en raison de l'accumulation des groupes apomorphes. Les efforts des systématiciens tendent actuellement à en dégager les groupes naturels ; à cet effet la connaissance des larves est toujours d'une utilité inestimable.

Le présent travail, consacré à l'étude des états larvaires, met en relief l'homogénéité du groupe *Rhagioninae-Chrysopilinae*, aussi bien que la divergence des *Vermileoninae*.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les larves de *Chrysopilus* et de *Rhagio* proviennent du parc du Groupe des Laboratoires du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette (Seine-et-Oise). Dans le but d'observer les conditions de vie de ces larves dans la nature, des récoltes ont été faites en plusieurs endroits constituant des biotopes différents : prairies humides, bords de bassins, bords de la petite rivière (Mérantaise), sous-bois, pentes, couches de feuilles mortes, etc. Dans ce cas, la recherche des larves se faisait sur place par fouilles soigneuses des couches superficielles du sol jusqu'à une profondeur de 15 cm. Des appareils de BERLESE ont été utilisés en vue d'obtenir le grand nombre d'animaux exigé pour l'étude des pièces buccales en dissection et en coupes histologiques.

Les larves ont été gardées en élevage dans de petits récipients en verre de 4 à 5 cm de diamètre et de 5 à 6 cm de haut, remplis de sable humide. Des boîtes fermées en aluminium, de 8 cm de diamètre sur 4 cm de haut, remplies de terre humide, ont été aussi utilisées. La nourriture des larves se composait presque exclusivement de morceaux de Vers de terre.

Les larves de *Vermileo* ont été recueillies aux environs des Eyzies (Dordogne), aux pieds des hauts rochers ou à l'entrée des grottes. Leur

Source : MNHN, Paris

élevage, facile à réaliser, a été effectué dans les réciplents de verre décrits ci-dessus, mais remplis de sable de Fontainebleau bien sec.

Les larves appartenant au genre *Lampromyia* ont été récoltées par le Dr A. M. Hemmingsen aux Iles Canaries.

Pour chacune des espèces étudiées, un très grand nombre de larves du dernier stade, ainsi que de stades plus jeunes, a été disséqué de façon à isoler les différentes pièces buccales dans le but de comprendre leur ajustement. Pour l'examen de la musculature de l'appareil buccal, le colorant de Van Gieson a donné de bons résultats. Le ramollissement des capsules céphaliques entières ou disséquées a été fait dans la potasse (K OH) à 10%. L'acide lactique pur ou à 50% a été souvent utilisé pour éclaircir les très fines structures. Le grand avantage de ce produit est qu'une pièce, même après un long séjour dans celui-ci, ne s'altère pas. On peut aussi faire, avec ce produit, des préparations provisoires entre lame et lamelle susceptibles d'être examinées sous le microscope. Les dissections ont été effectuées dans la glycérine.

Des têtes incluses dans la paraffine (méthode de double inclusion de Peterfi) ont été coupées à 5-10μ d'épaisseur, et colorées par le trichrome de Masson et l'hémalun-éosine.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

1. DESCRIPTION DES LARVES DES RHAGIONIDAE

Les larves des *Rhagionidae* sont inconnues pour la majorité des représentants de la famille. Parmi les formes sur lesquelles nous possédons des données, figurent les genres *Chrysopilus*, *Rhagio*, *Vermileo* et *Atherix* dont nous connaissons les larves d'un certain nombre d'espèces.

Les formes larvaires déjà connues permettent d'en donner la description générale suivante.

Longues de 10 à 25 mm, régulièrement segmentées, d'une couleur blanc sale, jaunâtre ou verdâtre, assez transparentes à l'état vivant, les larves des *Rhagionidae* ont un corps cylindrique dans l'ensemble, mais susceptible de s'atténuer progressivement en avant. Leurs téguments minces ou épais peuvent être glabres *(Rhagio, Chrysopilus)* ou munis de longues soies *(Vermileo)*. Elles se meuvent généralement à l'aide de bourrelets locomoteurs ventraux ou de fausses pattes rétractiles *(Atherix)*.

L'appareil respiratoire, amphipneustique, comporte une paire de stigmates antérieurs prothoraciques de petite taille, et une paire de stigmates postérieurs situés sur le segment anal. Ces derniers s'ouvrent soit dorsalement, soit au niveau d'un champ stigmatique orienté vers l'arrière. Dans ce deuxième cas les expansions terminales charnues et obtuses présentes chez les larves des *Rhagionidae* entourent le champ stigmatique.

La capsule crânienne, ouverte ventralement, se réduit à une plaque dorsale plus ou moins longue pouvant s'étendre jusqu'au mésothorax. L'étendue de cette plaque dorsale distingue sans équivoque les larves des *Rhagionidae* de celles des *Empididae* et *Dolichopodidae* pourvues d'expansions anales et de caractères externes similaires. Les bâtonnets tentoriaux très développés s'unissent à la plaque céphalique par l'intermédiaire de lames verticales, les phragmes.

Les pièces buccales comprennent un labre médian dirigé vers l'avant et vers le bas, des mandibules et des maxilles étroitement associées en un complexe muni de palpes maxillaires biarticulés et un labium réduit portant des palpes labiaux souvent vestigiaux.

Les antennes uniarticulées ou biarticulées sont soit bien développées, soit vestigiales. Les yeux peuvent être présents tout au plus sous la forme de taches oculaires internes. Les larves sont lucifuges.

Animaux agiles, les larves des *Rhagionidae* sont susceptibles, dans

Source : MNHN, Paris

certains cas *(Vermileo)* de demeurer très longtemps immobiles à l'affût de leur proie.

II. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE LARVAIRES

Les larves des *Rhagionidae* sont des insectes terrestres ou aquatiques.

A. Terrestres

Dans ce groupe se rangent toutes les espèces dont la larve est connue, à l'exception du genre *Atherix*. Nous pouvons y distinguer les espèces qui préfèrent un milieu humide et celles qui vivent plutôt dans des endroits secs protégés contre les intempéries. Les larves des *Rhagioninae-Chrysopilinae* sont des hygrophiles, tandis que celles des *Vermileoninae* sont des xérophiles.

a) *Hygrophiles.*

Le sol des bois et des prairies humides constitue le principal biotope de ces larves. On peut également trouver ces dernières dans les mousses, dans les masses humides de feuilles mortes, sous les écorces, dans le bois pourri, etc.

A Gif-sur-Yvette, j'ai trouvé les larves de *Chrysopilus auratus* toujours dans le sol et jamais dans les couches de feuilles mortes, celles de *Rhagio scolopaceus* aussi bien dans le sol que dans les couches de feuilles mortes. Ces deux espèces sont aussi fréquentes dans les prairies humides que dans le sous-bois. J'ai très souvent récolté des larves au bord de la petite rivière (Mérantaise) qui traverse le parc de Gif-sur-Yvette, très près de la surface de l'eau, aux endroits qui sont couverts par les crues. Il semble qu'elles ne se noient pas facilement. D'après mes expériences, les larves de ces espèces peuvent vivre sous l'eau jusqu'à 48 heures.

Les *Rhagionidae*, qu'on trouve le plus souvent dans les couches de feuilles mortes, ne présentent pas une spécificité à l'égard de l'essence végétale. Feuilles mortes des feuillus (hêtre, bouleau, érable, chêne), ou des conifères (sapin, pin, mélèze, épicea, etc...) conviennent très bien aux exigences de ces larves. On trouve aussi régulièrement les larves des *Rhagionidae* dans le bois pourri d'essences très diverses comme chêne, hêtre, noisetier, cerisier, sapin, mélèze, etc...

Les populations de larves qui vivent dans le sol effectuent des mouvements horizontaux exigés par la recherche continuelle de la nourriture, mais aussi des mouvements verticaux. En période sèche, elles descendent plus profondément ainsi que pendant les grands froids d'hiver, elles ne paraissent pourtant pas beaucoup souffrir du gel. A plusieurs reprises, j'ai trouvé des larves de *Chrysopilinae* et *Rhagioninae* dans le sol gelé, à une profondeur de 3-5 cm, contractées et absolument immobiles.

Source : MNHN, Paris

Après un court réchauffement, elles se décontractaient et reprenaient leurs mouvements normaux. Elles semblent plus sensibles à la sécheresse. Elles meurent en quelques jours dans un sol sec. Cependant, j'ai observé un cas exceptionnel : une larve de *Chrysopilus auratus* oubliée dans un tube d'élevage pendant deux mois a survécu malgré l'état d'assèchement du sable dans lequel elle vivait. Elle était contractée et ratatinée, mais mise sur le sable humide, elle s'y est enfoncée et a vécu longtemps encore. Les larves de *Rhagio* paraissent plus sensibles à la sécheresse que celles de *Chrysopilus*.

Les larves de tous les Rhagionides de cette catégorie sont prédatrices. Elles attaquent les larves d'autres insectes ainsi que les Oligochètes. Celles qui se sont nourries de lombrics ont l'intestin coloré en rouge. Les *Chrysopilus auratus* et *Rhagio scolopaceus* de mes élevages ont toujours été nourries avec des morceaux de Vers de terre qu'elles acceptaient volontiers.

Brauns (1954) soutient que les larves de *Rhagio* se nourrissent des feuilles mortes dans lesquelles elles vivent. Il prétend, en plus, pouvoir reconnaître les feuilles qui ont servi de nourriture à ces larves. De cette façon il peut conclure à la présence de ces larves dans une couche de feuilles mortes dans lesquelles il a trouvé des feuilles en partie mangées.

J'ai tenté des élevages de larves de *Rhagio scolopaceus* sur des feuilles mortes, mais je n'ai pas vu ces marques caractéristiques. Au contraire, si l'on place sur ces feuilles des morceaux de vers de terre, les larves les consomment. Il paraît probable que les observations de Brauns concernent tout au plus une autre espèce.

Les larves vivent aussi bien dans les plaines qu'en montagne. Brauns (1954) les signale jusqu'à une altitude de 1800-1900 m.

La période d'activité de ces larves est restreinte par la sécheresse en été, et par le gel en hiver. Les sols qui retiennent une humidité élevée pendant les mois secs, (c'est le cas des bords de la Mérantaise et de ceux des bassins du parc à Gif), abritent ces larves en activité, même dans leurs couches superficielles, pendant toute la belle saison.

En hiver, cette activité s'arrête pendant les grands froids, les larves se réfugient dans les couches plus profondes du sol où elles restent immobiles et très contractées. Dans cet état de torpeur, elles mesurent moins de la moitié de leur taille normale ; elles ont, par contre, en grande majorité, l'intestin plein.

b) *Xérophiles.*

Dans ce groupe se placent les larves des *Vermileoninae*. Elles cherchent des endroits bien protégés, surtout de la pluie, où un peu de sable ou de sol poussiéreux peut servir à la construction de leurs entonnoirs-pièges. Dans la région des Eyzies (Dordogne), j'ai pu trouver en grand nombre les larves de l'espèce *Vermileo vermileo* DeG. Elles sont cantonnées au pied des hauts rochers où l'on peut observer d'innombrables entonnoirs de toutes tailles. Il suffit d'une petite quantité de sable ou de sol friable, ou

Source : MNHN, Paris

encore de poussière, pour qu'une larve s'y installe. Les dimensions des puits sont fonction de l'âge de la larve, de la place disponible et de la qualité du sol. Sur une surface plane d'un sol très friable, les puits sont en général assez grands, leurs dimensions dépendant de l'âge de la larve. Dans le cas où le sol est plus consistant, ils sont plus petits. Si les larves ont utilisé les anfractuosités des rochers qui contiennent un peu de sable, les dimensions des puits dépendent de la place disponible. Les pluies ont des conséquences plutôt graves pour les larves de *Vermileo vermileo*, elles détruisent leurs entonnoirs-pièges qui ne peuvent pas être reconstruits avant l'assèchement du sol. Les larves sont absolument dépendantes de leurs entonnoirs en ce qui concerne l'alimentation. Par conséquent, toute destruction de ceux-ci les oblige à jeûner jusqu'à leur reconstruction.

Les larves des *Vermileoninae* sont adaptées d'une façon remarquable à leur mode de vie.

Les derniers segments renflés, qui portent les lobes charnus et de longues épines, constituent un fort appui pour la construction de l'entonnoir-piège ainsi que pour les mouvements très brusques de la partie antérieure du corps pour la préhension de la proie. Le corps, en s'effilant en avant, adapte sa forme à la capture. La plaque céphalique est très petite et courbée en arc dans l'axe longitudinal, les pièces buccales forment avec elle un angle de presque 40°. Cette constitution facilite la préhension de la victime par enroulement de la partie antérieure du corps autour d'elle. Les pièces buccales, extrêmement petites, peuvent attaquer et sucer l'animal saisi, si réduit soit-il en taille. J'ai observé comme proie de très petits Hyménoptères.

La fonction du pseudopode du premier segment abdominal n'est pas connue. Pourtant, il joue un rôle très important dans la préhension de la victime. Le thorax s'enroule autour de celle-ci, et si elle est petite, il arrive à l'entourer complètement et à l'immobiliser. Dans le cas contraire, il n'y arrive pas, et c'est alors que le pseudopode du premier segment abdominal entre en jeu. Il s'étend et avec ses longues épines, aide beaucoup à la rétention et à l'immobilisation de la proie. Ce rôle d'un organe auxiliaire à la préhension ne l'empêche pas d'avoir d'autres fonctions, comme par exemple celle d'un organe réceptteur des excitations qui déclenchent les mouvements de la capture.

B. Aquatiques

Seules les larves du genre *Atherix* vivent dans l'eau ou sur les bords submergés des cours d'eau. Je n'ai pas rencontré ces larves aux environs de Paris et je ne dispose donc pas d'observations personnelles sur leur écologie.

Les larves de ce genre sont étudiées par divers auteurs : Becker (1910), Cook (1949), Schnemmer (1951), etc... ; de plus, elles présentent de grandes ressemblances avec les larves de *Tabanus*. Pour ces deux raisons, elles ne figurent pas dans le présent travail.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

ETUDE DES TROIS TYPES LARVAIRES

CHAPITRE PREMIER

CHRYSOPILUS AURATUS F.

I. OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

On trouve les larves de *Chrysopilus auratus* presque toute l'année. A la fin de l'hiver et au printemps, elles sont plus abondantes, surtout celles de grande taille. Je les ai rencontrées toujours dans le sol, et dans des endroits très humides, souvent aussi près de l'eau. Elles se tiennent à une faible profondeur, 3 à 4 cm, parmi les racines des plantes. Plus rarement, elles se rencontrent sous des couches de feuilles mortes, mais toujours dans le sol sous-jacent, exceptionnellement à sa surface, jamais dans la masse même des feuilles. Pendant les froids rigoureux d'hiver, elles peuvent se réfugier à une plus grande profondeur (10 cm).

La durée de la vie larvaire, ainsi que le nombre des stades de cette phase de la vie de *Chrysopilus auratus*, ne sont pas connus. On trouve des larves pendant toute l'année. Celles des stades avancés apparaissent surtout en automne, continuent à être abondantes pendant tout l'hiver et le printemps, et ensuite deviennent moins fréquentes au fur et à mesure qu'elles se transforment en nymphes. Elles sont très rares pendant les mois de juillet-août. Les larves de petite taille (4-5 mm) sont abondantes en automne et en hiver. Des individus de taille plus grande (6-8 mm) sont toujours présents au cours de l'année. A la suite de ces observations, il paraît logique d'exclure la possibilité d'un cycle annuel de cette espèce. Il semble que deux années soient nécessaires à l'évolution de *Chrysopilus auratus*.

En ce qui concerne les stades larvaires, mes observations ne me permettent que des conclusions moins précises. La dernière mue larvaire se situe à trois mois au minimum de la mue nymphale. A ce moment l'exuvie larvaire abandonnée se retrouve près de la nymphe à une distance atteignant jusqu'à 1 cm. En examinant un très grand nombre de larves, il est possible de les ranger en huit catégories en fonction de leur taille. Ce chiffre correspond-il au nombre de stades larvaires ? Le seul fait que j'ai obtenu des imagos à partir de larves de tailles très différentes interdit de l'affir-

Source : MNHN, Paris

mer. Cameron (1934) dit que la larve du Tabanide *Haematopota pluvialis* L. se métamorphose après 7, 8 ou 9 mues qui se déroulent en un ou deux ans.

Seul l'élevage de l'œuf à l'imago fournirait la solution de ce problème. De nombreuses tentatives effectuées dans ce but ne m'ont permis aucune conclusion. Les imagos femelles capturés dans la nature pondent facilement dans le sol qui leur est présenté dans des boîtes de Pétri. Les œufs ainsi obtenus n'éclosent qu'à un très faible pourcentage, la plupart périssent envahis par des champignons. Les larves nouveaux-nées sont très délicates et succombent très rapidement. Tout au contraire les larves âgées s'élèvent assez facilement, et j'ai pu obtenir des imagos à partir de larves après plusieurs mois d'élevage (jusqu'à 10 mois).

La nymphose a lieu, dans les conditions naturelles et dans la région parisienne, aux mois d'avril et mai, exceptionnellement aux mois de mars et juin. Dans les conditions d'élevage, température de laboratoire 20-22°C, des larves recueillies au mois de novembre, c'est-à-dire avant les froids d'hiver, ont donné des imagos entre le 30 janvier et le 3 février. Ces données paraissent en contradiction avec les observations de Cameron (1926) sur les Tabanides, mais cette contradiction n'est peut-être qu'apparente car ces larves, si elles doivent subir une période froide pour se métamorphoser, l'ont passée l'année précédente à un stade plus jeune. La nymphose dure dans les conditions de laboratoire de 10 à 12 jours. Elle se fait à la surface du sol. Dans la nature, on trouve les nymphes parmi les racines des plantes basses, enfoncées dans le sol de façon à exposer les cornes respiratoires à l'air libre. En élevage dans du sable, elles peuvent rester en profondeur jusqu'à 3 cm de la surface.

Il est intéressant de signaler que la nymphose peut avoir lieu sous des températures assez basses. Des larves adultes, recueillies aux mois de mars et d'avril et mises dans une chambre froide à environ 5°C, ont donné des imagos.

L'hibernation se fait à l'état larvaire. Il n'y a pas de diapause, l'activité hivernale des larves s'interrompt seulement pendant le gel.

Les larves présentent une très grande résistance à l'inanition. En expérience, elles sont restées jusqu'à 6 mois sans recevoir aucune nourriture sans grand dommage apparent : leur corps gras était presque complètement épuisé.

Le cannibalisme n'a pu être constaté chez les larves de *Chrysopilus auratus*. Aucun indice n'en a été observé chez les larves de divers stades mises pendant longtemps dans le même bocal, même en l'absence de nourriture.

II. DESCRIPTION DE LA LARVE

La description qui suit est faite d'après de très nombreuses larves adultes. Elle est aussi valable pour les larves des stades plus jeunes, exception faite de la taille.

Source : MNHN, Paris

La larve adulte en extension mesure jusqu'à 19 mm de long pour une largeur de 2 à 2,5 mm (Fig. 1). Son tégument est glabre, lisse, très dur, d'une couleur blanc mat. Il est suffisamment transparent pour permettre de discerner la capsule céphalique, une partie du tube digestif, les tubes de Malpighi et les bandes du corps gras.

Sa forme générale est cylindrique, légèrement fusiforme. Très nettement segmentée, les différentes régions s'identifient sans ambiguïté : une capsule céphalique très petite et rétractile, trois segments thoraciques et huit segments abdominaux.

Entre la tête et le prothorax s'intercale un anneau incomplet dorsal et latéral (Fig. 1, M 1) ; cette formation existe aussi chez *Rhagio scolopaceus*. Brauer (1883) la considère comme un segment intercalé (Zwischensegmente, p. 518) ; aussi compte-t-il douze segments chez les larves des *Rhagionidae*. Il semble qu'il ne s'agisse là que d'une membrane intersegmentaire un peu plus développée qui facilite l'extension de la tête.

La partie antérieure de la larve s'amincit, tandis que la partie postérieure est tronquée, se terminant par quatre lobes charnus.

Tous les segments thoraciques et abdominaux, le segment anal excepté, sont parcourus latéralement par deux rainures espacées subparallèles (Fig. 1 ; Pl. 11, 11, R S, R 1). Ils portent également sur leur bord antéro-dorsal une aire bien délimitée formée de lignes transversales très fines, aire qui descend sur les flancs jusqu'à la rainure latérale supérieure (Fig. 1 ; Pl. 11, 9, 11, A S). Sur les proto- et mésothorax, cette aire est très réduite, sur l'avant-dernier segment elle existe aussi au bord postérieur. Chacun des segments thoraciques est muni de deux groupes de soies courtes et fines situés, du côté ventro-latéral, à peu près au milieu de sa longueur (Fig. 1, Ch).

Les segments abdominaux, sur leur bord antéro-ventral, présentent des bourrelets locomoteurs qui se prolongent sur les côtés jusqu'à la rainure latérale supérieure (Fig. 1 ; Pl. 11, 10, 11, B L). Ces bourrelets se composent chacun de deux parties symétriques par rapport à la ligne médio-ventrale. Chacune de ces parties se rétrécit latéralement et porte un ensemble de lignes longitudinales, se raccourcissant progressivement vers les bords. Entre ces lignes s'intercalent des alignements de fins denticules de direction transversale. Quand la larve se contracte, les bourrelets locomoteurs se cachent sous un pli du segment précédent.

Le dernier segment, segment anal, a une forme particulière (Fig. 1 ; Pl. 11, 13). Il est plus court, mais plus large que l'avant-dernier et se termine par quatre lobes charnus coniques et obtus, deux supérieurs et deux inférieurs. Ces quatre lobes sont légèrement échancrés du côté externe de leur pointe. Le segment anal est parcouru par plusieurs rainures longitudinales, douze en tout : trois d'entre elles correspondent à chacun des lobes supérieurs, deux à chacun des lobes inférieurs et une, latérale, part du point de jonction des deux lobes. A ce point un pli du tégument forme une espèce de petite dent. Les arêtes des quatre lobes sont munies de chetules petites et fines qui forment une frange. Du côté interne de la pointe de chaque lobe existe une épine petite et forte.

Source : MNHN, Paris

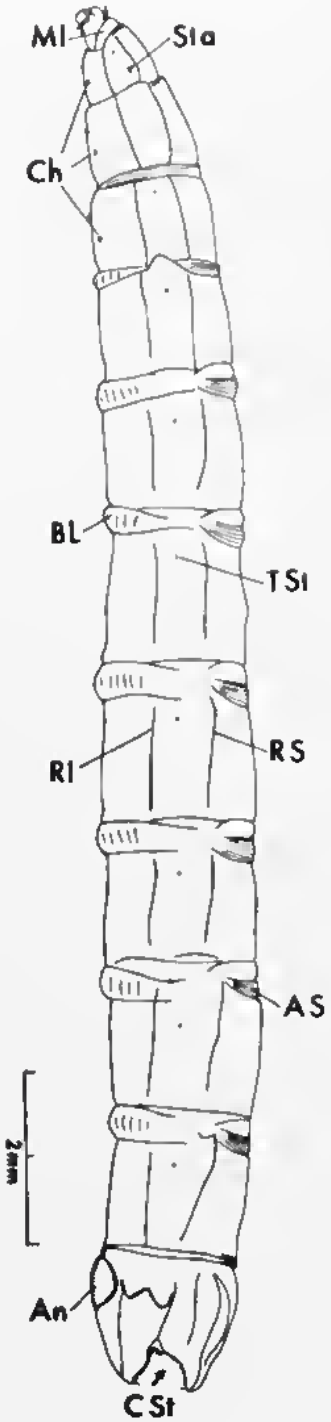


Fig. 1. — *C. auratus.* Vue latérale de la larve

Source : MNHN, Paris

Ventralement s'ouvre, en lente parallèle au grand axe du corps, l'anus, au milieu d'une élévation triangulaire, équilatérale, aux angles arrondis (Pl. II, 13, An). Antérieurement et latéralement à celui-ci, une élévation transversale remplace les bourrelets locomoteurs des autres segments.

La larve est amphipneustique. Les stigmates antérieurs (Pl. I, 3) s'ouvrent sur le tiers postérieur du prothorax et au-dessous de la rainure latérale supérieure. Ils ont la forme de deux très petites digitations surmontant une petite chambre feutrée. Les stigmates postérieurs se trouvent sur une aire plus ou moins plane délimitée par les 4 lobes caudaux du dernier segment, plus près de la base des supérieurs. De ce fait, cette aire a été nommée « champ stigmatique ». Ces stigmates sont légèrement ovales, d'une couleur jaune brunâtre, longs de 0,8 mm et larges de 0,4 mm environ (Pl. I, 4). Leur grand axe est incliné, formant un angle de 60° avec la verticale. Sur leur bord, une succession d'ouvertures ovales (60-70) confluant largement, forme un anneau complet. La partie médiane est fermée et présente au milieu la longue cicatrice du stigmate du stade précédent. La chambre feutrée est plutôt courte,

Tous les segments du corps, du métathorax à l'avant-dernier, portent latéralement, au tiers antérieur et entre les deux rainures longitudinales une trace stigmatique (Fig. 1 ; Pl. II, 11, T St).

Position des stigmates postérieurs et présence des structures avoisinantes ont une signification fonctionnelle importante pour l'animal. En effet les quatre lobes caudaux peuvent se rabattre et fermer ainsi les ouvertures respiratoires. Mieux encore, chez la larve submergée, ils peuvent retenir entre eux une bulle d'air qui permet, pendant un certain temps, la respiration sous l'eau. Il en résulte une grande résistance de l'animal à la mort par asphyxie.

III. TÊTE

A. Eléments squelettiques

La tête larvaire de *Chrysopilus auratus*, comme celle des autres *Rhagionidae* étudiés ici, est du type caractéristique des Brachycères Orthorrhaphes. Elle présente une réduction remarquable de la capsule céphalique qui la distingue de la tête des Nématocères. Mais, d'autre part, elle est beaucoup plus développée que celle des Cyclorrhaphes.

La réduction céphalique concerne surtout le crâne qui se limite à une plaque dorsale. En revanche, fait morphologique tout aussi saillant, une paire de phragmes paraclypéaux et une paire de forts bâtonnets tentoriaux prennent ici un développement remarquable,

La tête constitue une formation rétractile, de petite taille (Fig. 2) s'insérant au prothorax vers son tiers antérieur (Pl. I, 6, L P). Elle se prolonge, à l'intérieur de celui-ci, en arrière, et atteint le mésothorax. Elle est très mobile et, par la contraction de muscles spéciaux, peut tourner de

Source : MNHN, Paris

près de 180° à gauche ou à droite. En position de rétraction, elle se cache entièrement dans le prothorax lui-même télescopé. La tête, prognathe, a la forme d'un ovoïde allongé (Pl. I, 6).

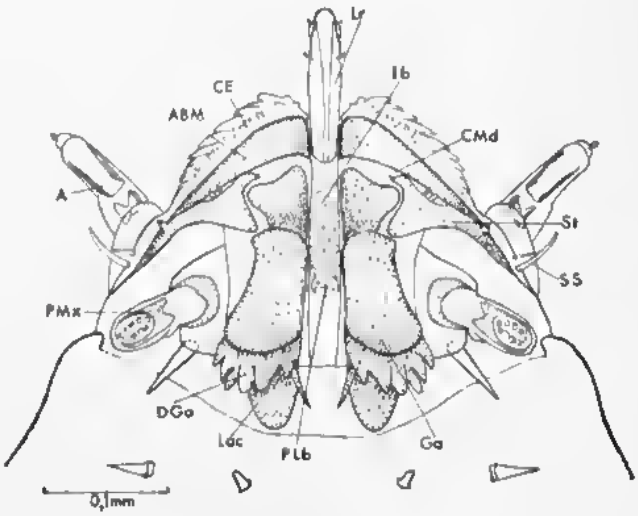


Fig. 2. — *C. auratus*. Vue ventrale de la région antérieure de la larve. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position d'adduction.

Le crâne est réduit à une plaque céphalique dorsale couvrant latéralement la partie antérieure de la tête seulement. Cette plaque dorsale, d'un foncé lumineux non uniforme, se prolonge en arrière sous la forme d'une bande voutée s'élargissant légèrement en son milieu et s'arrondissant à son bord postérieur. Sur la longueur de son tiers postérieur, elle se recourbe vers le bas (Fig. 4). Ses bords latéraux sont épaissis en forme de bourrelets plus fortement pigmentés (Pl. 1, 2, B Pl 1)). En avant, ils forment des bras fortement sclérotisés qui se terminent par une glène qui reçoit le condyle du volet externe de l'article basal de la mandibule, participant ainsi à l'articulation postérieure (externe) de cette pièce buccale (Fig. 3, Ar p). Du côté externe de ces bras et au-dessous des antennes, se trouvent deux épines sensorielles de longueur inégale (Fig. 2,7, S S).

La plaque céphalique, vue de dos, présente au milieu de son bord antérieur un processus étroit, portant deux soies dorsales, le clypéus (Fig. 5, Cl) qui se prolonge en avant par le labre (Lr), recourbé vers le bas. De chaque côté du clypéus, le bord céphalique forme un léger creux, puis une profonde échancrure, le foramen antennaire (Pl. I, 6, F A). Entre le bord postérieur de la mandibule et la plaque dorsale s'étend une membrane qui porte de nombreuses épines triangulaires, plates (Fig. 2; Pl. 1, 6, C E); en position de repos des pièces buccales, cette membrane forme un large pli qui enveloppe ces épines. C'est là une structure qui ne se ren-

Source : MNHN, Paris

contre que chez les larves des *Tabanidae*, *Rhagioninae* et *Chrysopilinae*. Par contre, elle n'existe pas chez les larves des *Vermileoninae*. Les anglo-saxons l'appellent « setaceous region » (Cook, 1949), « cephalic brush » (Cameron, 1931), tandis que Schremmer (1951) la nomme «Borstenfeld». Les divers auteurs qui ont porté leur attention sur cette structure particulière n'ont pas pu l'homologuer ou expliquer sa fonction. Cook (1949) pense qu'il s'agit peut-être d'une structure nouvelle, tandis que Schremmer (1951) affirme n'avoir pu comprendre sa fonction ; Cameron (1934) pense qu'elle contribue à retenir la proie. Je reviendrai plus loin sur cette intéressante formation, dans le chapitre concernant le fonctionnement de l'appareil buccal.

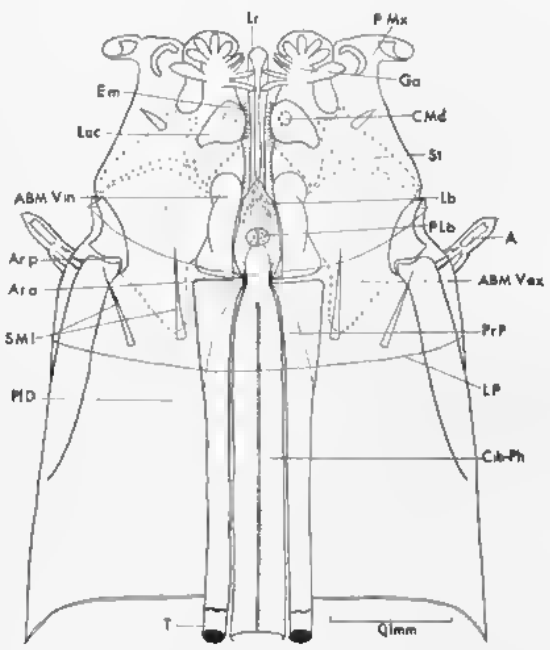


Fig. 3. — *C. auratus*. Vue ventrale de la partie antérieure de la tête. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position de repos.

L'antenne (Fig. 2, A) d'une longueur d'environ 125 microns, portée par une protubérance (Pl. V, 29, P A), est biarticulée; un anneau sclérotisé et incomplet en marque chaque article. Son sommet est garni de plusieurs papilles sensorielles.

Sur la partie antérieure de la capsule céphalique et sur le prolongement des deux côtés du clypéus, deux bandes fortement pigmentées marquent les origines de deux fortes plaques qui s'enfoncent verticalement à l'intérieur de la capsule, les phragmes paraclypéaux (Fig. 3, 4;

Source : MNHN, Paris

Pl. I, 6, III, 17, Pr P). Ces structures, communes aux larves des Diptères, sont particulièrement développées chez *Chrysopilus auratus*. Chacun des phragmes offre en avant un fort appui à l'articulation antérieure (Ar a), ici interne, de la mandibule, qui peut ainsi se mouvoir verticalement par rapport à un axe de rotation perpendiculaire au plan sagittal de l'animal. En arrière, le bâtonnet tentorial vient se souder au phragme du même côté (Fig. 1, T). Le plancher sclérotisé du cibarium-pharynx s'attache aussi, par sa partie antérieure, entre les deux phragmes (Pl. I,1, Cib-Ph).

Le tentorium (Fig. 4, T) est formé par deux longues tiges connues sous le nom de bâtonnets tentoriaux, de coupe légèrement ovale (Fig. 9 ; Pl. I, 2, T) qui prennent appui sur les phragmes paraclypéaux. Ils se prolongent en arrière en augmentant de diamètre et s'écartant légèrement l'un de l'autre. Ils se terminent peu avant le bord postérieur de la capsule céphalique en s'unissant par un élargissement en plaque dirigé vers l'intérieur et vers le haut (Pl. I, 6 ; III, 18, 19, Exp T). Cet élargissement rappelle celui des larves des Tabanides qui, atteignant le bord de la capsule, est nommé par Cook phragme postérieur. Chez *Chrysopilus*, on ne peut parler de vrai phragme ; il s'agit d'une simple expansion du tentorium qui facilite l'insertion des muscles adducteurs du complexe mandibulo-maxillaire.

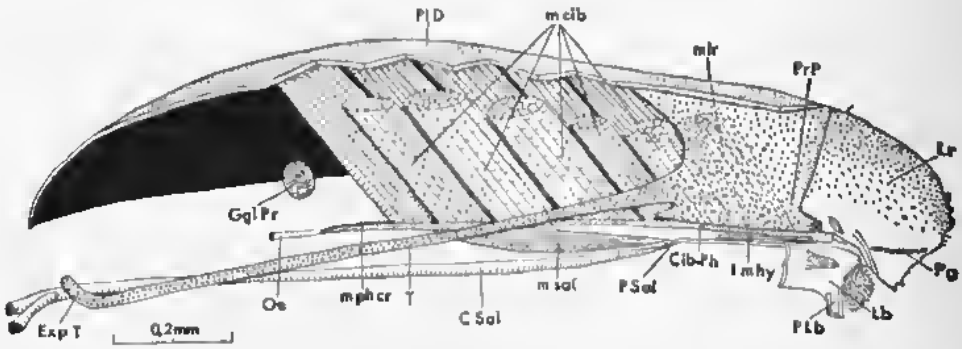


Fig. 4. — *C. auratus*. Région longitudinale de la tête en vue latérale (la paroi de la moitié droite de la capsule céphalique a été ôtée).

Sur la plaque dorsale, juste en avant de l'endroit où la tête s'attache au prothorax, se dresse, de chaque côté du plan sagittal, une série de cinq soies microscopiques, l'ensemble de ces soies délimitant une aire en forme de « raquette » (Pl. I,6, S S).

La capsule céphalique ne présente ni sutures vraies, ni lignes de déhiscence, ni fossettes tentoriales ; en conséquence des critères très importants pour la délimitation de ses diverses régions font défaut.

La partie ventrale de la tête est extrêmement réduite, beaucoup plus que chez les larves des *Tabanidae*. Un court labium (Fig. 3, 5, Lb) en

Source : MNHN, Paris

ferme la partie antérieure, laissant derrière lui un énorme foramen occipital. Une membrane intercalaire portant quatre soies s'interpose entre le prémentum et le prothorax (Fig. 3, S M I).

Il est intéressant d'indiquer ici que le cerveau se trouve reculé dans le mésothorax, parfois même dans le métathorax, en position postérieure par rapport à la capsule céphalique. Il reste, cependant, attaché à elle et il suit tous ses mouvements.

Ce fait est commun à tous les Brachycères Orthorrhaphes ainsi que chez certains Nématocères (Cook, 1949). Chez *C. auratus* et *R. scolopaceus*, la position du cerveau est identique (Pl. XI, 62, Ce) ; chez *V. vermileo* elle est plus avancée et plus ventrale, comme nous le verrons au chapitre correspondant.

B. Pièces buccales

La capsule céphalique porte en avant les pièces buccales :

a) Le labre très effilé en avant et en forme de coin accompagné d'un épipharynx bien différencié.

b) Les mandibules et les maxilles associées en un complexe mobile verticalement.

c) Le labium réduit au seul prémentum et l'hypopharynx très sclérotisé.

Cet ensemble est profondément transformé et constitue un complexe fonctionnel apte à la préhension et à la succion de la nourriture.

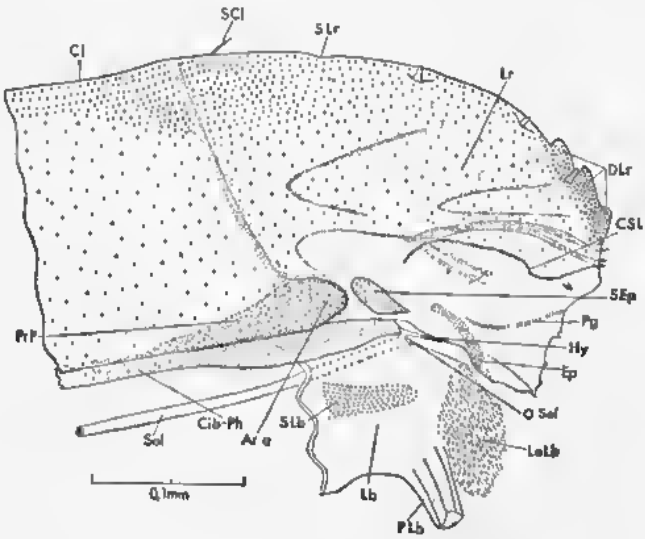


Fig. 5. — *C. auratus*. Partie antérieure de la région longitudinale médiane de la capsule céphalique. Les complexes mandibulo-maxillaires ont été ôtés.

Source : MNHN, Paris

a) Labre et Épipharynx

Le labre fait suite au clypéus ; il s'effile vers l'avant et vers le bas. Le passage du clypéus au labre n'est pas nettement marqué. Tout au plus peut-on distinguer une légère rainure au niveau de la suture labro-clypéale (Fig. 5, S Lr).

Cette suture est encore moins marquée chez les larves des Tabanides. Cook (1919) ne la voit pas chez *Tabanus nigrovittatus* Macq., tandisque Webb et Wells la représentent dans une figure concernant l'espèce *T. punctifer* (Cook, 1919). Schremmer considère le labre comme la continuation de la « pointe céphalique médiane » (medianen Kopfspitze) et le nomme « Labrum-schnabel », marquant ainsi l'absence de limite nette entre deux formations habituellement distinctes chez les Insectes.

Le labre se termine en avant par trois dents très fortement sclérotisées et dirigées vers le haut et vers l'arrière (Fig. 5, D Lr). Ensuite il se tourne vers le bas et vers l'arrière, devient membraneux, formant des protubérances pointues, et se raccorde à l'épipharynx. Il porte latéralement quelques soies courtes et des épines sensorielles :

a) une paire d'épines située immédiatement en arrière des trois dents et logée chacune dans de petites cavités correspondantes (Pl. VIII, 40, En),

b) une paire d'épines légèrement postérieure par rapport à la précédente,

c) trois paires de courtes soies en avant des trois dents,

d) une courte et forte épine de chaque côté, au niveau de la dent intermédiaire.

Ajoutons ici, bien que sa fonction ne semble pas sensorielle, une rangée d'épines raides, plates et incolores dirigées vers le bas ; cet alignement épineux qui va du bord antérieur jusqu'à l'épipharynx, sera désigné ici sous le nom de « peigne » (Fig. 5, Pg). Son rôle est uniquement mécanique et consiste à empêcher le passage des fragments de tissus au cours de l'aspiration.

En coupe transversale, le labre a la forme d'un coin (Pl. VIII, 40, 41, 42). L'arête inférieure, d'abord arrondie, devient ensuite angulaire et porte également de chaque côté une expansion qui la suit jusqu'à l'épipharynx (C Lr). Celui-ci (Ep), légèrement sclérotisé, s'élargit progressivement vers l'arrière. Tout à fait en arrière et au-dessus de l'hypopharynx, existe un sclérite large et pointu en avant qui forme le plafond de l'ouverture buccale fonctionnelle. Du fait qu'il est impair et en raison de sa position, il est évident que ce sclérite appartient à l'épipharynx (Fig. 5, S Ep). Il sert à conduire les liquides aspirés vers la bouche, en fermant en arrière le tube formé par la cannelure du crochet mandibulaire et le labre. On comprendra mieux son rôle en considérant le fonctionnement des pièces buccales dans leur ensemble dans le chapitre spécial consacré à ce sujet.

Le labre n'a conservé qu'un des muscles labraux, celui-ci est lui-même étroitement lié aux muscles cibariaux (voir paragraphe suivant).

Source : MNHN, Paris

b) Cibarium et Pharynx

Chez les larves des *Rhagionidae*, il est difficile de donner les limites exactes de la cavité préorale. La spécialisation des pièces buccales à l'absorption de la nourriture par aspiration est corrélative de modifications profondes du type généralisé. Ainsi les éléments anatomiques que nous décrirons ne présentent-ils pas toujours la signification fonctionnelle habituelle.

L'hypopharynx est bien sclérotisé, sauf dans sa partie antérieure très étroite qui demeure membraneuse ; il se prolonge vers l'arrière par le plancher du cibarium-pharynx et sa limite postérieure est plus ou moins difficilement identifiable (Fig. 5 ; Pl. 1, 5, Hy).

Il est important de préciser que la dénomination de cibarium-pharynx est imposée par le fait que rien ne permet de distinguer l'une de l'autre ces deux cavités adjacentes. En effet, de la sclérotisation de leur paroi ventrale est résultée leur fusion complète. Cette structure se rencontre souvent, plus ou moins nette, chez les Brachycères. Cook (1949) a trouvé un début de sclérotisation chez *Culiseta* (Nématocères). Chez *Chrysopilus* elle est très avancée et la fusion est complète. Le cibarium-pharynx devient ainsi une puissante pompe aspirante. Il parcourt la tête sur les 3/4 de sa longueur (Fig. 4, Cib - Ph), son plancher étroit et relativement plat supporte la paroi dorsale, membraneuse, munie d'un repli médian sur lequel s'insèrent les muscles dilatateurs (Pl. I, 2, Rp). En avant, il passe entre les phragmes paraclypéaux auxquels il s'unit étroitement. En arrière, il est libre et donne suite à l'œsophage. Ainsi, solidaires, le cibarium-pharynx, le tentorium et les phragmes constituent un ensemble cohérent ; il faut ajouter encore qu'au bord antérieur des phragmes se situe l'articulation antérieure de la mandibule.

En l'absence du muscle stomodéal, il est impossible de situer morphologiquement l'ouverture de la bouche, mais l'orifice de la pompe aspirante formée par le cibarium-pharynx constitue la bouche fonctionnelle.

La musculature du cibarium-pharynx comprend :

1) Un muscle impair, qui s'insère sur la partie postérieure sclérotisée de l'épipharynx, dont l'origine se situe près de la base du labre (Fig. 4 ; Pl. 1, 1 ; III, 17, m lr). Il représente le muscle labro-épipharyngien (compresseur de Cook (1949) et autres). Ses contractions tirent l'épipharynx vers le haut, ouvrant ainsi le passage vers le cibarium-pharynx. Il n'y a pas de muscle antagoniste, l'élasticité de l'épipharynx suppléant cette absence.

2) Une série de 5 paires de muscles insérés sur le repli de la partie dorsale du cibarium-pharynx et prenant leur origine sur le fronto-clypéus (Fig. 4 ; Pl. VI, 31, m cib). Leur contraction soulève le plafond ducibarium-pharynx assurant ainsi l'aspiration des aliments. Tous ces muscles,

Source : MNHN, Paris

en position antérieure par rapport au ganglion frontal (Fig. 4 ; Pl. VI, 30, 33, Ggl Fr) et à ses connections, doivent représenter les muscles cibariaux. Ce fait est remarquable, les muscles dilatateurs pharyngiens, ici absents, existent chez les autres espèces des *Rhagionidae* étudiées, ainsi que chez les *Tabanidae*.

3) En arrière des muscles cibariaux dilatateurs, sur la partie postérieure du cibarium-pharynx, existe une zone de transition vers l'œsophage. Ce segment du stomodeum est doté de muscles pariétaux transversaux en avant, qui gagnent progressivement la paroi ventrale et qui deviennent circulaires au fur et à mesure que la partie sclérotisée se rétrécit. Ce segment représente la partie profonde du pharynx (Fig. 4 ; Pl. VI, 32, m ph er).

4) Les muscles de la pompe salivaire partent de la face ventrale de la partie sclérotisée du cibarium-pharynx. Il en sera question plus loin dans l'étude du salivarium.

Il faut signaler l'absence des muscles messoriaux chez toutes les espèces de *Rhagionidae* étudiées. Ces muscles existent cependant chez les *Tabanidae* (palatal muscle de Cook, 1949).

e) Labium. Hypopharynx. Salivarium

1. *Labium.*

Chez les larves des Diptères, le labium n'est généralement pas bien développé. Les larves des Brachycères peuvent cependant présenter un labium qui approche du type généralisé. C'est le cas par exemple de *Tabanus* qui possède un prémentum portant les palpes, et un postmentum. Selon Cook (1949), les *Therevidae* ont aussi un labium composé de prémentum et de postmentum.

Chez les larves de *Chrysopilus auratus*, le labium est très réduit (Fig. 2, Lb) ; seuls les palpes (Fig. 5 ; Pl. I, 8, IV, 24, P Lb) uniarticulés, courts et fusionnés à un organe impair, permettent d'homologuer au prémentum la plaque charnue qui les porte. Aucune trace du postmentum n'a pu être décelée.

Entre les palpes et l'orifice du canal salivaire existe une structure particulière (Fig. 5, Lo Lb). Elle consiste en un lobe charnu couvert de petits poils courts et serrés, le tout rappelant un bonnet à poils.

Le labium, à cause de la transformation des pièces buccales en un appareil suceur particulier, a subi une pression latérale lui imprimant, en coupe transversale, une forme de coin (Pl. I, 7, V ; 26). Un sclérite en forme de Y couché, les deux branches dirigées vers l'arrière, le renforce en soutenant en même temps le salivarium (Fig. 5 ; Pl. I, 7, 8 ; IV, 24, S Lb).

Il n'existe pas de muscles labiaux ; le labium peut toutefois effectuer un léger mouvement vertical entraîné par l'hypopharynx mû par une

Source : MNHN, Paris

paire de muscles hypopharyngiens (Fig. 4, 9, m hy). Ce mouvement a comme résultat de rapprocher ou d'éloigner du labre la partie antérieure du labium. La première de ces positions permet l'absorption des liquides nourriciers, tandis que la deuxième facilite l'écoulement de la salive.

2. *Hypopharynx.*

L'hypopharynx apparaît comme un prolongement vers l'avant du plancher du cibarium-pharynx ; il est fortement sclérotisé, à l'exception de sa partie distale membraneuse et pointue. Dans sa partie postérieure, il présente un resserrement au niveau des phragmes paraclypéaux (Pl. I, 5, Hy, R Hy), disposition dont la fonction n'est pas très claire mais qu'on peut supposer jouer un rôle régulateur du flux des liquides nourriciers. Une paire de muscles (Fig. 1, 9, m hy) très faibles peut lui imprimer un léger mouvement de haut en bas, qui faciliterait l'écoulement de la salive. L'origine de ces muscles se trouve sur l'expansion postérieure du tentorium et leurs longs tendons s'insèrent sur les bords latéraux et au tiers antérieur de l'hypopharynx. Ces muscles, d'origine tentoriale, insérés sur la partie sclérotisée de l'hypopharynx, sont bien les muscles tentorio-hypopharyngalis (retractor of the hypopharynx de Snodgrass). La jonction entre l'hypopharynx et le plancher du cibarium-pharynx est antagoniste de ces muscles et ramène l'hypopharynx à sa position de repos.

Ainsi qu'on l'expliquera plus loin, corrélativement au mode particulier de succion de cette larve, l'hypopharynx a subi un déplacement vers l'arrière par rapport au labium. Cette disposition lui permet, dans sa partie dorsale et creuse, de recevoir les liquides aspirés, à leur sortie du tube formé par les crochets mandibulaires.

3. *Salivarium.*

Il parcourt longitudinalement l'espace compris entre l'hypopharynx et le sclérite labial, pour déboucher entre l'hypopharynx et le labium par un orifice en fente (Fig. 5, O Sal). Ses parois légèrement sclérotisées sur toute leur longueur (Pl. V, 25, Sal), se renforcent davantage au niveau de la pompe salivaire. Cette dernière est située près des bords postérieurs des phragmes paraclypéaux ; elle est constituée par un segment en angle obtus du canal salivaire, segment dont la paroi dorsale actionnée par une paire de muscles peut s'abaisser ou se relever (Fig. 4, P Sal). Dans la position de repos, elle reste fermée en raison de l'élasticité de ses parois ; au moment de l'émission de la salive, les muscles en se contractant soulèvent la paroi dorsale, laissant le passage libre à la salive. Ces muscles prennent leur origine sur la paroi ventrale du cibarium-pharynx, dans sa moitié postérieure (Fig. 4 ; Pl. 1, 2, m sal). Le canal salivaire, impair depuis son entrée dans la capsule céphalique, naît de la confluence de deux tubes de même calibre.

Source : MNHN, Paris

d) Complexe mandibulo-maxillaire

Le complexe mandibulo-maxillaire joue un rôle capital à la fois dans la préhension et dans la succion de la nourriture. Mandibule et maxille y sont étroitement associées, à tel point qu'on ne peut identifier qu'avec difficulté leurs divers constituants.

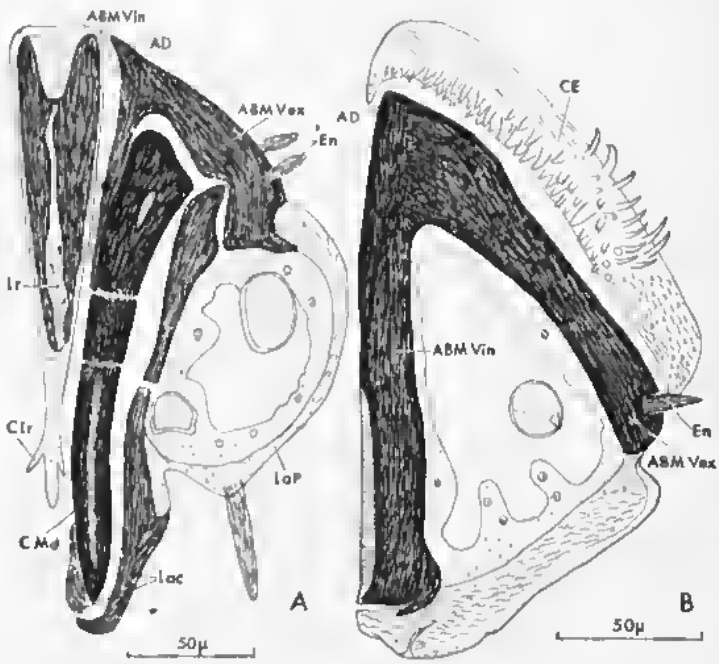


Fig. 6. — *C. auratus*. A : Coupe transversale passant par le labre et le complexe mandibulo-maxillaire. B : Coupe transversale de l'article basal de la mandibule.

Snodgrass (1935) considère que chez la larve des Tabanides la mandibule n'existe pas, et que l'appendice existant constitue une maxille de type généralisé. Il schématise cette maxille et y reconnaît cardo, stipes, galéa et lacinia. Cook (1919) a pu au contraire montrer que la mandibule existe et que la maxille est réduite à la lacinia, au palpe et à une partie basale qu'il ne nomme pas. Cette dernière interprétation est également valable pour les larves des *Rhagionidae*. Schremmer (1951), après Anthon (1943), reprenant la question du complexe mandibulo-maxillaire chez les Brachycères Orthorrhaphes, montre que la mandibule est biarticulée, conception qui facilite beaucoup la compréhension du complexe mandibulo-maxillaire.

Source : MNHN, Paris

1. *Eléments squelettiques.*

La mandibule est constituée en deux parties : un article distal et un article basal.

L'article distal se présente comme un crochet très fortement sclérotisé, solide, pointu, court et épais (Fig. 6A, 8, C Md) ; une cannelure le parcourt sur son côté interne (C C Md). Ce crochet s'appuie sur l'article basal ; ce dernier est constitué par une bande coudée formant un angle d'environ 60° d'ouverture dirigée vers le bas (ventralement) (Pl. V, 26, A B M). La partie interne de l'article basal de la mandibule est parallèle au labre et présente sur son bord postérieur une cavité glénoïde qui s'articule au bord antérieur des phragmes, c'est là l'articulation mandibulaire antérieure (Fig. 8, Ar a). L'arête dorsale (Pl. V, 28, A D) s'élargit en arrière pour former un large apodème sur lequel s'insère le tendon du muscle abducteur (Fig. 8, Ap Md).

La partie externe de l'article basal, plus large à l'arête, descend en pente légère, en se rétrécissant pour se terminer par un condyle sur l'angle latéro-postérieur. Par l'intermédiaire de ce condyle se réalise l'articulation postérieure de la mandibule avec la capsule céphalique (voir description de la capsule céphalique) (Fig. 7, Ar p). Cette articulation

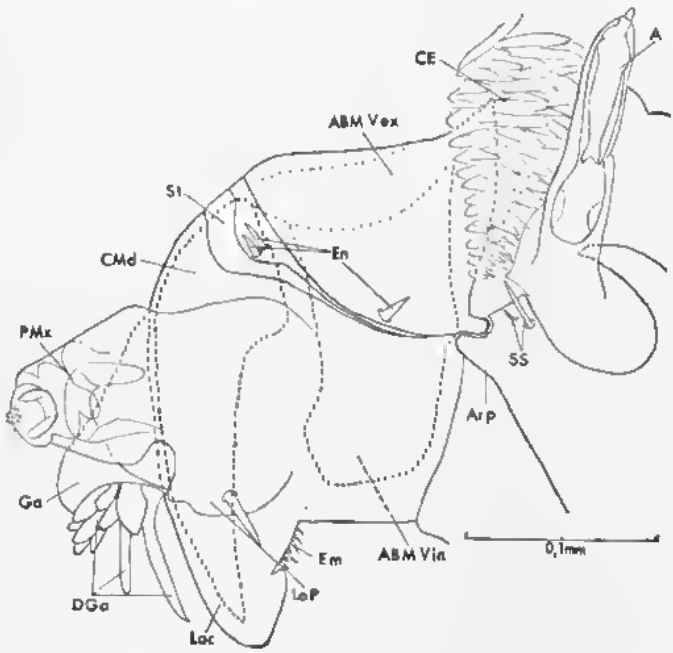


Fig. 7. — *C. aurotus.* Vue latérale externe du complexe mandibulo-maxillaire et de la partie antérieure de la capsule céphalique.

Source : MNHN, Paris

paraît assez faible, son rôle semble se réduire au maintien de la fixité de l'axe de rotation de l'appendice. L'articulation antérieure, en revanche, se trouvant sur le même plan que le crochet mandibulaire et les insertions des muscles abducteurs et adducteurs, supporte tout le poids du fonctionnement.

En avant de l'articulation postérieure (externe) existe une forte épine sensorielle. Deux autres soies se trouvent sur le bord antérieur de la partie latérale de l'article basal de la mandibule (Fig. 6A, 7, En). Au bord postérieur et dorsal du même article fait suite la membrane du champ d'épines dont j'ai parlé plus haut.

La maxille est réduite et modifiée à tel point qu'on retrouve ses constituants avec difficulté. Toutefois, les éléments suivants peuvent être reconnus :

a) Un palpe assez développé qui, par une base très large, prend naissance dans l'ouverture de l'angle formé par l'article basal de la mandibule. Le palpe est biarticulé, portant sur chaque segment une partie sclérotisée. De nombreux plis le parcourent, rendant la segmentation moins nette (Fig. 7, P Mx). De nombreuses petites papilles sensorielles existent à son sommet. Ventralement il porte une grosse bosse avec une forte soie (Fig. 6A, Lo P).

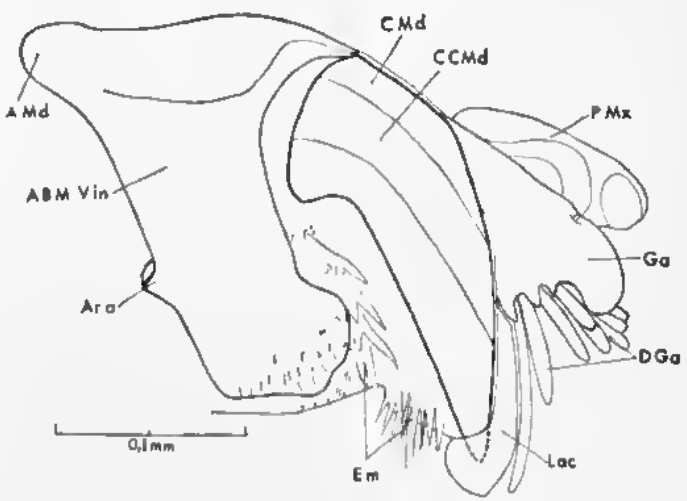


Fig. 8. — *C. auratus*. Vue latérale interne du complexe mandibulo-maxillaire

b) Un sclérite, en baguette, entre le palpe et le bord antérieur du volet externe de l'article basal de la mandibule (Fig. 2, 7, St). Il doit représenter la partie renforcée du stipes.

c) En avant, la lacinia qui s'accole au crochet mandibulaire, formant

Source : MNHN, Paris

une sorte de dépression interne dans laquelle ce dernier se loge (Fig. 6 ; Pl. V, 27, Lac).

d) La galéa dont la partie libre (1) semble montée sur la lacinia, a la forme d'un cône (Fig. 8, Ga). Sa partie distale constitue une plate-forme circulaire (Fig. 3) hérissée de fortes épines de longueurs différentes, dirigées en avant et en bas (D Ga). Dorsalement, elle porte une courte épine.

Entre la lacinia et le volet interne du segment basal de la mandibule s'étend une membrane qui porte une série d'épines souples, non sclérotisées, de longueur inégale, dirigées vers le bas (Em).

La maxille ne possède aucune articulation directe avec la capsule céphalique. Ainsi paraît-elle étroitement associée à la mandibule avec laquelle elle forme un complexe anatomique et fonctionnel à la fois.

2. *Musculature.*

La petite taille de la capsule crânienne de la larve de *Chrysopilus auratus* et de son complexe mandibulo-maxillaire, ainsi que le grand nombre de faisceaux musculaires, rendent très difficile l'étude de la musculature céphalique. Dissections minutieuses, coupes à main levée et coupes histologiques sont nécessaires à cette étude.

Les muscles mandibulaires, abducteur et adducteur, sont bien développés et occupent la majeure partie de la capsule céphalique. Au contraire, les muscles maxillaires sont réduits à un seul élément adducteur. Cette réduction est la conséquence de l'étroite annexion de la maxille à la mandibule, la première étant amenée à suivre les mouvements de cette dernière.

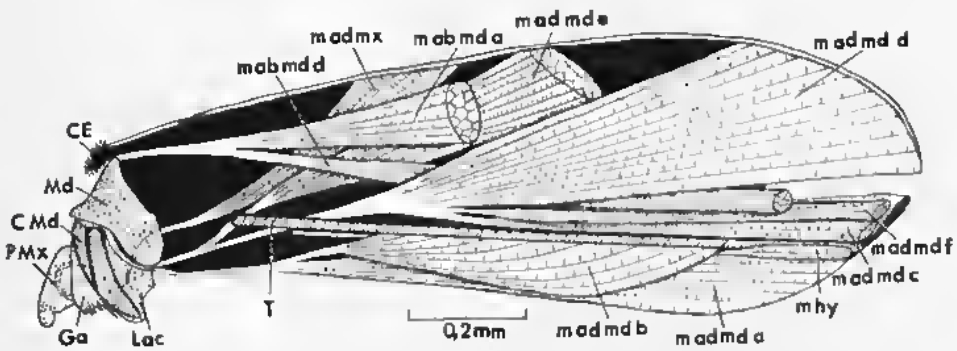


Fig. 9. — *C. auratus*. Vue latérale interne, à demi-schématique, de la moitié droite de la capsule céphalique montrant la musculature du complexe mandibulo-maxillaire (les organes de la région longitudinale médiane ont été ôtés).

(1) En réalité lacinia et galéa, intimement soudées à leur base, ne sont discernables l'une de l'autre que dans leurs parties distales.

Source : MNHN, Paris

1) *Abducteur de la mandibule* (Fig. 9, 10 ; Pl. I, 2 ; IV, 23, m ab md). Son insertion se trouve sur l'apodème postérieur de l'arête dorsale de l'article basal de la mandibule. C'est un biceps dont les deux faisceaux s'attachent l'un à la plaque céphalique dorsale, l'autre à la partie dorsale du tentorium. Le tendon est long et parallèle au plan d'action de la mandibule. Le rôle de ce muscle est de ramener à la position de rétraction (de repos) l'ensemble du complexe mandibulo-maxillaire ainsi que le champ d'épines. Il n'existe pas de muscle abducteur de la maxille.

2) *Adducteur de la mandibule* (Fig. 9, 10 ; Pl. I, 2 ; III, 16 ; IV, 23, m ad md). — Ce sont des faisceaux très puissants associés en deux groupes. L'un comprend quatre faisceaux d'une puissance inégale, les deux plus forts (d et e) prennent leur origine sur la plaque dorsale, les deux autres (c et f), beaucoup plus faibles, s'attachent sur l'expansion postérieure du tentorium. Le tendon commun de ces quatre faisceaux, après avoir contourné par dessous, en y adhérant solidement, le volet interne de l'article basal de la mandibule, vient s'insérer sur la base du crochet mandibulaire.

Le deuxième groupe consiste en un biceps très puissant aussi, dont les deux faisceaux (a et b) s'attachent sur le tentorium. Le tendon commun s'insère sur le bord inférieur du volet interne de l'article basal de la mandibule. Ce biceps et surtout le faisceau (a), aplati, couvre ventralement le bulbe buccal. On voit ainsi les forces de traction réparties sur une large surface de la plaque dorsale et du tentorium; ce dernier, par son expansion postérieure, offre un appui solide et étendu aux attaches musculaires.

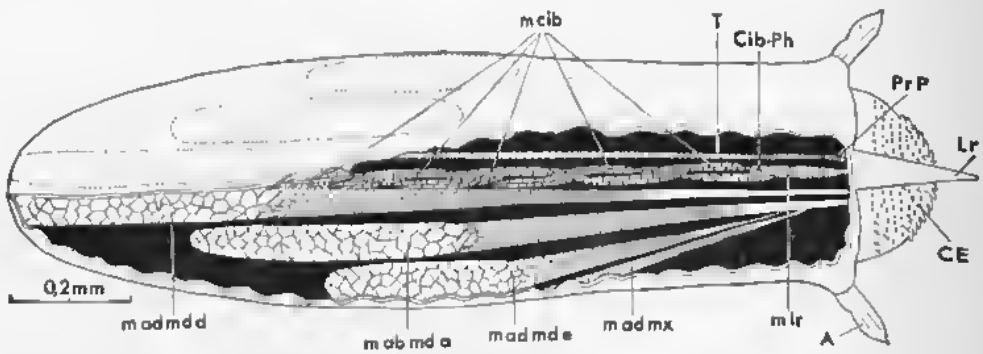


Fig. 10. — *C. auratus*. Vue dorsale de la capsule céphalique montrant les muscles qui ont leur insertion sur la plaque dorsale (à demi-schématique).

3) *Adducteur de la maxille* (Fig. 9, 10 ; Pl. I, 2 ; VI, 31, m ad mx). — C'est l'unique muscle de la maxille. Il part du bord latéral de la plaque

Source : MNHN, Paris

dorsale en position plus antérieure que le départ de l'abducteur mandibulaire et s'insère sur la lacinia. Son rôle est très important ; par sa position latérale et avancée, il imprime à la maxille un ample mouvement oblique qui permet le « dégainage » du crochet mandibulaire. La fonction de ce muscle est mieux analysée dans le chapitre suivant traitant du fonctionnement des pièces buccales.

De cette étude de la musculature du complexe mandibulo-maxillaire il ressort qu'un certain nombre de faisceaux musculaires ont « glissé » du crâne au tentorium. Ce fait, relativement rare chez les autres Insectes, est fréquent chez les larves des Diptères. Les Nématocères offrent quelques exemples comme *Limoniidae* et *Culicidae* (Cook, 1949), les Brachycères Orthorrhaphes présentent plus souvent ce phénomène. En effet le crâne de ce groupe, réduit à une plaque dorsale, ne peut assurer l'attachement des puissants muscles mandibulaires. Par contre le développement important du tentorium, comme nous l'avons vu, offre l'espace indispensable à cet effet.

C. Fonctionnement de la tête

La tête larvaire de *Chrysopilus auratus*, aboutissement des transformations, réductions ou disparitions des éléments primitifs, se présente comme un tout fonctionnel. Son rôle principal est d'amener la nourriture à l'ouverture buccale. Mais le mode de vie souterrain de cette larve impose en plus à la tête un deuxième rôle, celui de frayer un chemin dans le sol. La solidité est la condition essentielle à l'accomplissement de ces deux tâches. Elle est assurée par un renforcement du bord de la plaque dorsale, par le développement considérable des phragmes paraclypéaux et par une paire de bâtonnets tentoriaux. Ainsi se trouvent consolidés tous les points sur lesquels portent des tractions importantes.

Le lieu de l'articulation mandibulaire postérieure d'une part, et d'autre part la région d'attache des muscles mandibulaires sont affermis par le renforcement du bord de la plaque dorsale signalé ci-dessus.

Les phragmes paraclypéaux offrent un appui solide pour l'articulation antérieure de la mandibule et pour les bâtonnets tentoriaux qui supportent les fortes tractions des muscles adducteurs de la mandibule.

Aucune suture de déhiscence n'affaiblit ce système.

a. Progression dans la terre

La larve de *C. auratus* progresse dans le sol en se servant de ses pièces buccales d'une façon énergique. La pièce intervenant dans cette action est la galéa qui se termine par un disque portant des dents tout autour de son bord. De ces dents, celles qui garnissent le bord externe de la galéa sont larges, courtes et très robustes, tandis que celles qui longent le bord dorsal de la lacinia sont longues et plutôt fines (Fig. 8, D Ga).

Source : MNHN, Paris

Les deux complexes mandibulo-maxillaires s'animent d'un mouvement alternatif semi-circulaire, parallèle au plan vertical ; au moment où l'un se trouve en position de rétraction vers le haut, sa pointe dirigée en avant, l'autre est en extension vers le bas, sa pointe dirigée vers l'arrière. Pendant que ce dernier s'élève, le premier descend à son tour et ainsi de suite.

Par ce mouvement rotatoire, les galéas, avec leurs dents courtes et robustes et leurs disques terminaux, fonctionnent comme des pelles mécaniques. Elles grattent le sol et le repoussent au-dessous du corps de la larve. Ce mouvement est aidé par les déplacements de haut en bas de la tête. En même temps, les champs d'épines s'animent d'un mouvement régulier. Au moment où la mandibule se trouve à son point le plus haut (position de rétraction), le champ d'épines est presque entièrement enfermé sous un pli du tégument (Fig. 11 A). Dès que la mandibule commence à descendre, le champ d'épines se déploie et les épines dirigées vers l'arrière grattent le sol et le poussent en arrière au-dessus du corps de la larve (Fig. 11 D).

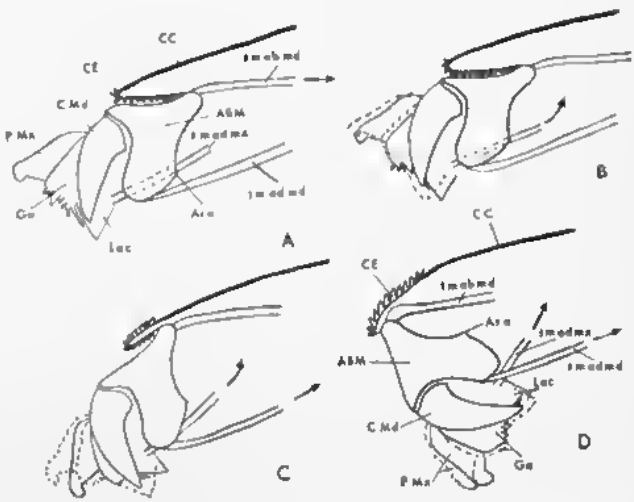


Fig. 11. — *C. auratus*. Quatre positions successives du complexe mandibulo-maxillaire au cours du mouvement d'attaque d'une proie. En pointillé, la position de la maxille pendant la progression de la larve dans le sol (schématique).

L'observation d'une larve qui avance sur le sol ou qui essaye d'y pénétrer permet d'estimer le travail considérable accompli par les complexes mandibulo-maxillaires. Ils sont animés d'un mouvement rapide qui ne s'arrête qu'au moment où la larve prend appui pour effectuer la contraction de son corps.

Source : MNHN, Paris

Mettre l'accent sur le rôle des galéas ne doit pas faire oublier que le labre effilé en avant et très fortement sclérotisé, et animé par les mouvements de la tête, participe aussi très énergiquement à la progression.

Chez la larve de *Rhagio scolopaceus* les complexes mandibulo-maxillaires et les champs d'épines jouent le même rôle.

b. Absorption de la nourriture

Schremmer (1951), le premier, a vu chez les larves des Brachycères Orthorrhaphes le type particulier de fonctionnement des pièces buccales de la larve de *C. auratus*. Cet animal est doté d'un organe apte à sucer, formé par les crochets mandibulaires, le labre et l'hypopharynx. Les premiers, par leurs creux orientés du côté oral, peuvent former un tube s'ils s'appliquent l'un contre l'autre, ou deux tubes s'ils s'appuient contre le labre. Ce dernier, interposé entre les mandibules mais devenu très mince sur sa partie antéro-ventrale, permet le rapprochement des crochets mandibulaires ; l'hypopharynx, mince et avançant jusqu'à l'épipharynx, ferme en dessous l'embouchure de l'appareil suceur vers le cibarium et isole le canal salivaire.

Chez les larves de *Rhagio*, les mandibules servent uniquement à la préhension de la victime et à la dilacération de ses chairs, chez celles de *C. auratus* elles assurent également la succion.

Quand les complexes mandibulo-maxillaires sont en position d'extension, c'est-à-dire projetés en avant, avec leurs crochets mandibulaires dirigés vers le bas et vers l'arrière, ces derniers se touchent sur leur partie antérieure, en avant et en bas du labre (Fig. 12). Ainsi leurs creux accolés forment un tube qui s'ouvre par un orifice ovale au milieu du bord dorsal des crochets. Leurs parties postérieures restent séparées par le labre, très mince à cet endroit. Ce dernier présente une structure particulière destinée à faciliter le passage des liquides dans la bouche. Cette structure consiste en deux légères crêtes convergeant vers la bouche (Fig. 5, 12). La crête supérieure (C S L), très fine, s'arrête avant le sclérite de l'épipharynx, l'inférieure est en réalité le bord ventral du labre légèrement sclérotisé et débordant. Au-dessous, l'embouchure de cet « entonnoir » est fermée par l'hypopharynx mince et membraneux antérieurement.

Ainsi on voit trois organes contribuer à la formation de ce dispositif particulier : crochets mandibulaires, labre, hypopharynx.

Juste au-dessous de l'hypopharynx s'ouvre le salivarium dont la valvule réglant le débit de la salive se trouve plus en arrière et fonctionne par le jeu d'un muscle biceps. Grâce à l'hypopharynx qui vient s'appuyer contre l'épipharynx, les ouvertures du cibarium et du salivarium sont parfaitement isolées.

L'observation directe du fonctionnement des pièces buccales n'est pas possible pour plusieurs raisons. Leur très petite taille, le fait que la tête s'enfonce plus ou moins dans le corps de la proie, enfin le mode de vie de la larve vivant dans le sol, opposent des obstacles insurmontables à une

Source : MNHN, Paris

vision des mouvements de l'ensemble des pièces buccales. De plus, les larves refusent toute nourriture qui leur est offerte en dehors du sol. Les très rares larves que j'ai vu en train de sucer une victime, l'ont lâchée aussitôt après éclairage pour une observation sous le mieroscope.

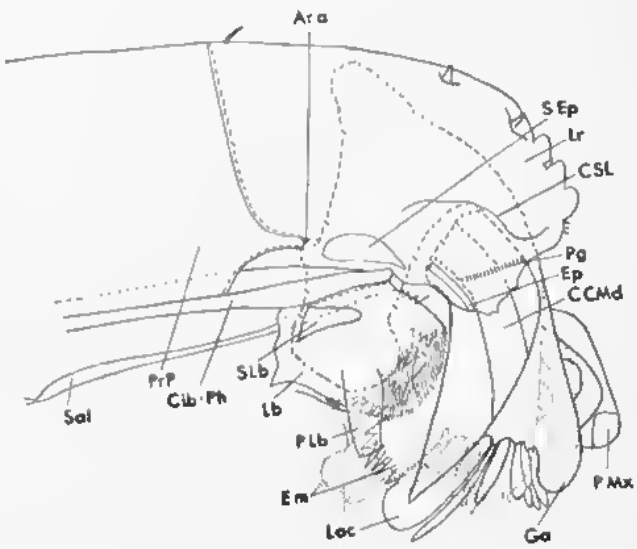


Fig. 12. — *C. auratus*. Position des pièces buccales pendant la succion. En pointillé, la maxille en position d'attaque de la proie. Le complexe mandibulo-maxillaire droit est enlevé.

Ainsi on ne peut qu'imaginer les diverses phases de la succion de la proie. En me basant sur l'anatomie de la tête, la musculature, et des observations sur le vivant, j'essaierai de reconstituer le mécanisme de la capture et de l'absorption de la proie.

1. *Repérage de la proie.*

Les palpes maxillaires, très développés, ainsi que les nombreuses soies sensorielles du labre doivent participer à cette tâche essentielle. On ne sait pas encore si la larve s'aperçoit de la présence de sa proie seulement par le contact, ou si elle dispose de la faculté qui lui permettrait de la repérer à une certaine distance et de se diriger alors vers elle.

2. *Attaque.*

Quoiqu'il en soit, la larve une fois devant sa victime déclenche son attaque à l'aide de ses forts crochets mandibulaires. Dans la description du complexe mandibulo-maxillaire, nous avons vu que l'article distal de la mandibule est couvert latéralement par la laeinia qui forme une espèce

Source : MNHN, Paris

de niche autour de lui. Cette niche est très utile pendant la marche de la larve dans le sol, car : 1) elle protège le crochet mandibulaire, 2) elle empêche les petites particules du sol de venir boucher l'orifice du canal de succion, 3) elle donne une plus grande solidité à la galéa pour accomplir son rôle dans cette marche. Mais, au moment même de l'attaque de la proie, la lacinia doit se retirer et libérer le crochet mandibulaire ainsi apte à jouer son rôle.

Schremmer (1951) n'envisage pas ce problème pour la larve de *Chrysopilus auratus* qu'il étudie, mais il considère la question chez la larve de *Rhagio scolopaceus*. Il émet l'hypothèse que l'article distal de la mandibule se détache de son fourreau par une érection plus forte grâce au tendon du muscle adducteur mandibulaire qui, par un prolongement, vient s'insérer à sa base. Cette hypothèse peut être applicable pour la larve de *C. auratus*, mais ne suffit pas à elle seule à expliquer le dégainage mandibulaire. Prendre en considération l'élasticité de la lacinia et l'action du muscle adducteur maxillaire facilite beaucoup la compréhension de son mécanisme. En effet, la traction du muscle adducteur de la mandibule ne peut pas débloquer directement, de la niche de la lacinia, la pointe du crochet mandibulaire ; il faut d'abord qu'un muscle tire obliquement la lacinia pour que la traction de l'adducteur mandibulaire libère le crochet (Fig. 11 B). Cet écartement de la lacinia est rendu possible par l'élasticité de la membrane qui la lie à l'article basal de la mandibule. Je pense que, seul le muscle adducteur maxillaire peut exercer cette traction oblique sur la lacinia. L'origine de ce muscle, tout à fait latérale sur la plaque dorsale, le trajet et l'insertion de son tendon semblent justifier ce point de vue (Fig. 10 ; Pl. VI, 31, m ad mx).

Les crochets mandibulaires une fois « dégainés » réussissent à perforer le tégument de la victime, permettant ainsi à la partie antérieure de la tête de pénétrer dans son corps.

Il faut bien le préciser, il n'existe pas une véritable articulation, ni entre la mandibule et la maxille, ni entre les parties constituant cette dernière. C'est d'ailleurs cette particularité qui justifie la dénomination de « complexe mandibulo-maxillaire ».

3. *Le rôle de la salive.*

L'existence d'une digestion extraorale partielle chez les larves de *Chrysopilus auratus* ne fait pas de doute. Les faits suivants autorisent ce point de vue : *a*) le mode particulier de la succion strictement adaptée à l'aspiration de liquides ; *b*) l'existence de glandes salivaires très développées ; *c*) l'absence de fragments de tissus dans le tube digestif de la larve. Cette digestion extraorale partielle est dûe aux ferments protéolytiques contenus dans la salive. Par ailleurs, Stammer (1924), étudiant les larves des *Tabanidae*, émet l'hypothèse d'une digestion extraorale chez ces animaux.

Schremmer (1951) a constaté chez les larves de *Tabanus* et d'*Atherix* l'existence, près de la pompe salivaire, de cellules géantes, en communi-

Source : MNHN, Paris

cation avec les canaux internes des crochets mandibulaires, cellules auxquelles il attribue le rôle de glandes à poison. Les secrétions de ces glandes unicellulaires déversées dans le corps de la proie ont, en effet, une action paralysante.

Chez les larves de *Chrysopilus auratus*, ni ces cellules, ni d'autres formations glandulaires susceptibles de jouer ce rôle n'existent ; de plus les crochets mandibulaires, adaptés au mode particulier de la succion, sont dépourvus de canaux internes.

Des observations directes m'ont permis de constater que la réaction des animaux attaqués cesse rapidement. La blessure, très réduite, et l'effet protéolytique seul de la salive ne suffisent pas à expliquer l'immobilisation rapide de la proie. Il est légitime de penser à une action paralysante ou empoisonnante de la salive. Cette action a une grande importance pour la larve, les pièces buccales ne pouvant pas « mordre » et tenir solidement l'animal capturé.

Dans le but d'élucider le rôle de la salive, j'ai procédé à l'expérience suivante. Des prélèvements de glandes salivaires des larves de *Chrysopilus auratus* ont été faits ; des morceaux de ces glandes ont été injectés dans le corps de vers de terre de petite taille. Ceux-ci montraient tout de suite après l'opération des signes de paralysie qui duraient plus d'une heure ; des témoins qui avaient subi la même blessure, mais sans injection de la glande salivaire, reprenaient leur mobilité quelques minutes après. Il paraît donc que la salive possède des propriétés toxiques.

Le rôle principal des glandes salivaires reste toujours la liquéfaction et un début de digestion des organes internes et tissus de la proie par leurs ferments protéolytiques. Cette liquéfaction rend possible l'aspiration de l'animal capturé.

4. *Aspiration de la proie.*

Aussitôt après le début de liquéfaction provoqué par la salive, la succion commence.

Les muscles dilatateurs du cibarium-pharynx, en se contractant, provoquent l'ouverture de la bouche et la dilatation du cibarium-pharynx et par conséquent l'aspiration des liquides. Ces derniers entrent par l'ouverture ovale formée sur la partie dorsale des crochets mandibulaires lors de leur rapprochement. Ils parcourent le tube mandibulaire et, guidés par les crêtes du labre, se jettent dans l'embouchure du cibarium-pharynx.

On voit ainsi que tous les organes de l'appareil buccal convergent vers la bouche, tant par l'ajustement de leur structure que par leurs mouvements coordonnés.

Le labre, immobile, tient un rôle important par sa forme particulière qui permet aux crochets mandibulaires de se rapprocher. De plus, avec l'aide de l'épipharynx, il guide les liquides d'absorption vers la bouche. Le labium ne paraît pas participer à cette tâche. Il supporte le salivarium et offre avec ses palpes un organe sensoriel bien développé qui renseigne peut-être l'animal sur la présence ou la qualité de la nourriture.

Source : MNHN, Paris

Le complexe mandibulo-maxillaire, mû par des muscles très puissants, participe d'une façon décisive à la préhension et à la succion de la proie. Les crochets mandibulaires, après avoir attaqué la proie, la perforent et forment l'organe de la succion. Les maxilles ont le rôle très modeste de protéger les crochets mandibulaires pendant le repos et la recherche de la nourriture ; cependant, elles participent d'une façon très énergique à la progression de la larve dans le sol. Les muscles dilatateurs du cibarium-pharynx, par leur contraction, fournissent la force nécessaire à l'aspiration.

Remarque.

Aux larves de *C. auratus* récoltées à l'aide de l'appareil de Berlese, se mêlent parfois quelques larves de *Chrysopilus aureus* F. La larve de cette dernière espèce, quoique de taille moindre, est très proche de celle de *C. auratus*. Relativement plus large, elle est plus trapue et sa plaque dorsale céphalique est d'une couleur plus claire.

Le manque de matériel suffisant a rendu impossible l'étude précise de cette larve ; néanmoins une grande ressemblance de l'ensemble de la tête des deux espèces de *Chrysopilus* a été constatée.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

RHAGIO SCOLOPACEUS L.

I. OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

Dans le parc de Gif, les larves de *Rhagio scolopaceus* sont beaucoup moins abondantes que celles de *Chrysopilus auratus*. Les deux espèces se rencontrent souvent ensemble dans le sol d'une prairie humide, mais celles de *R. scolopaceus* se trouvent, de plus, fréquemment dans les couches de feuilles mortes. Elles sont présentes pendant toute l'année, mais surtout au printemps, époque où les grandes larves âgées sont plus abondantes. Elles préfèrent les endroits très humides et souvent le voisinage de l'eau. Dans les feuilles mortes, elles se tiennent dans les couches les plus profondes et les plus humides. D'après mes expériences elles résistent beaucoup moins à la sécheresse que les larves de *C. auratus*.

Elles sont très mobiles, beaucoup plus que celles de *C. auratus*. Même après un repas, elles ne passent pas par une période de quiescence comme c'est le cas d'autres Orthorrhaphes prédateurs (*Haematopota pluvialis* cité par Cameron, 1934). Ainsi que toutes les larves connues des *Rhagionidae*, elles se nourrissent aux dépens des animaux à tégument mou qui vivent dans les mêmes biotopes qu'elles (larves d'insectes, vers de terre, etc...).

Les larves âgées s'élèvent facilement dans du sable humide, avec des morceaux de vers de terre. Elles peuvent subir un long jeûne de plusieurs mois sans dommage.

Je n'ai jamais vu de cas de cannibalisme, même dans des conditions qui le favorisaient : nombreux individus de divers stades dans le même récipient, long jeûne. Je n'ai pu obtenir d'imagos à partir d'œufs pondus au Laboratoire ou trouvés dans la nature. Aussi ne puis-je me prononcer sur le nombre des stades larvaires et la durée du cycle biologique. Mais je pense que, contrairement à l'espèce *C. auratus* exigeant, on l'a vu plus haut, deux années pour son développement, *R. scolopaceus* parcourt son cycle en une seule année. L'absence de larves âgées en été et de jeunes larves au printemps d'une part, et l'éclosion massive et simultanée des imagos d'autre part, viennent à l'appui de cette opinion. En effet, dans un endroit où l'on repère en hiver et au printemps l'existence des larves de *R. scolopaceus*, l'apparition des imagos, plus tard, est limitée à quelques jours (10 à 12 j.). Passée cette courte période, où ils sont plus ou moins abondants, on ne retrouve pas d'imagos dans l'endroit donné, pendant toute la saison.

Au moment de la nymphose, les larves montent à la surface pour la mue, au terme de laquelle elles abandonnent l'exuvie larvaire. Dans la nature, la nymphose a lieu au mois d'avril, ou plus tard selon les condi-

Source : MNHN, Paris

tions. Au laboratoire, elle peut se produire beaucoup plus tôt, au mois de janvier par exemple pour des larves trouvées dans la nature en décembre. La durée de la nymphose est de 10 à 13 jours dans les conditions de laboratoire (20-22°). Une température de 5-7° en avril et mai n'empêche pas la nymphose, mais la nymphe meurt et, contrairement au cas de *C. auratus*, l'éclosion de l'imago n'a pas lieu.

Il ne semble pas exister de diapause. En hiver, les larves restent actives dans la mesure où le gel du sol ne s'oppose pas à leurs déplacements.

II. DESCRIPTION DE LA LARVE

La larve de *Rhagio scolopaceus* est connue depuis très longtemps (Bouché 1834, Zetterstedt 1842, Beling 1875, Brauer 1883) ; cependant toutes les descriptions existantes, trop sommaires, ne permettent pas sa reconnaissance spécifique. La description qui suit, accompagnée de dessins, donne les détails nécessaires à son identification. Elle est basée sur l'observation de très nombreuses larves soit adultes, soit de stades plus jeunes. Exception faite de la taille, cette descriptions'applique à tous les stades larvaires, le premier mis à part.

La larve adulte est vermiforme et cylindrique (Fig. 13) ; les segments thoraciques s'amincissent progressivement en avant, tandis que l'extrémité postérieure est tronquée comme chez la larve de *C. auratus*.

En extension, elle mesure jusqu'à 25 mm de long et jusqu'à 3 mm de large. La segmentation très nette permet la distinction de la tête, des 3 segments thoraciques et des 8 segments abdominaux. Il existe aussi un segment intercalaire entre la tête et le prothorax (M J).

Le tégument, d'une couleur blanc mat, est glabre, lisse et moins dur que celui de *C. auratus*, par contre sa transparence est plus grande.

Tous les segments du corps, le mésothorax et le segment anal exceptés, sont parcourus latéralement par les mêmes rainures que chez *C. auratus*. Les aires striées (Fig. 13; Pl. VII, 38, 39, A S) du bord antéro-dorsal de chacun des segments sont identiques à celles de cette dernière espèce ; avec toutefois la différence que les aires du méso-et métathorax s'étendent également sur le bord antéro-ventral en remplaçant les bourrelets locomoteurs.

Sur tous les segments, du côté ventral, existent deux séries de petites dépressions rondes symétriques par rapport au plan médio-ventral et dessinant une ligne légèrement courbe (Pl. VII, 37, L C).

Les segments abdominaux, sur leur bord antéro-ventral, présentent des aires de reptation en forme de bourrelets qui montent jusqu'aux rainures latérales inférieures (Fig. 13; Pl. VII, 37, 38, B L). Ces bourrelets se composent chacun de deux parties symétriques par rapport à la ligne médio-ventrale. Chacune de ces parties porte près du plan médian trois lignes transversales suivies latéralement d'un alignement de 13 à 14 stries longitudinales qui se raccourcissent progressivement. Toutes ces ligne sont marquées par des denticules minuscules, incolores. Les bourrelets locomoteurs se cachent sous un pli du tégument du segment précédent lors d'une forte contraction de la larve.

Source : MNHN, Paris

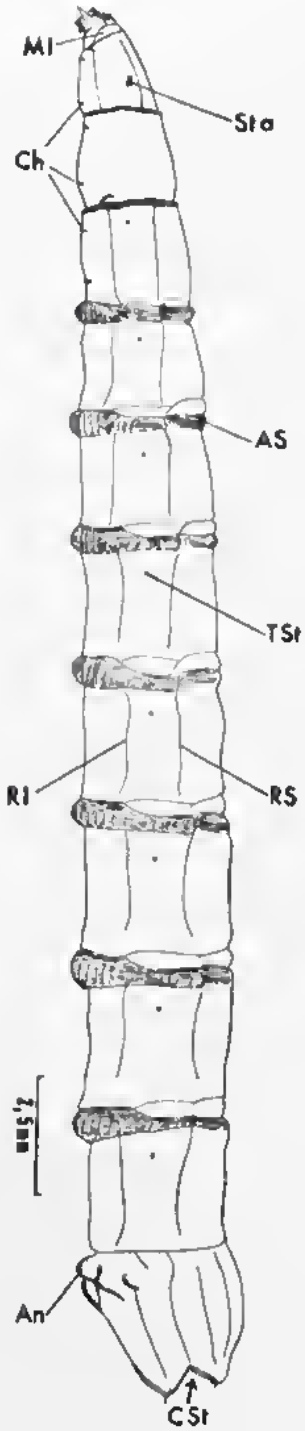


Fig. 13. — *R. scolopaceus.* Vue latérale de la larve

Source : MNHN, Paris

Chacun des segments thoraciques est muni, ventro-latéralement, de deux paires de légères élévations tégumentaires portant chacune une petite soie (Fig. 13, Ch).

Le dernier segment, segment anal, est prolongé par 4 lobes coniques arrondis : deux dorsaux et deux ventraux (Pl. VII, 36). Ces lobes charnus portent, du côté interne de leur pointe, une épine petite et forte. Les deux lobes inférieurs ont une deuxième épine sur la face ventrale de leur pointe. Sur les arêtes latérales des lobes existe une courte frange de poils fins et courts. Cette disposition permet à la larve de flotter à la surface de l'eau en ayant toujours ses stigmates postérieurs en contact avec l'air ; si la larve est submergée, une bulle d'air reste attachée à l'extrémité du corps, assurant la respiration pendant un certain temps. Le segment est parcouru longitudinalement par 9 rainures : 4 dorso-latérales, 2 pour chaque lobe dorsal ; 2 latérales ; 2 ventro-latérales, une pour chaque lobe ventral ; et une ventrale composée d'une série de petites dépressions circulaires qui réunit l'anus à une languette présente entre les deux lobes ventraux.

Sur la partie antéro-ventrale de ce dernier segment s'ouvre l'anus, au milieu d'une élévation ovale (An). Tout autour de celui-ci s'élève, en petits bourrelets, l'aire de reptation.

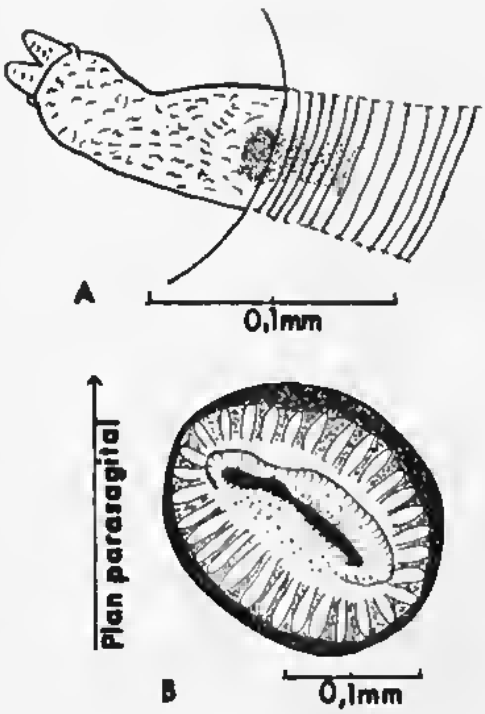


Fig. 14. — *R. scolopaceus*. A : Stigmate antérieur. B : Stigmate postérieur

Source : MNHN, Paris

La larve est amphipneustique. Les stigmates antérieurs (Fig. 14 A) situés sur le prothorax sont beaucoup plus développés, ainsi que leur chambre feutrée, par rapport à ceux de *C. auratus*. Les stigmates postérieurs (Fig. 14B) se trouvent sur une aire délimitée par les 4 lobes caudaux du segment anal. Ils sont presque circulaires, d'une couleur jaune brunâtre, longs de 0,25 mm et larges de 0,2 mm environ. Leur grand axe est incliné, formant un angle de 50° avec la verticale. Sur leur bord une succession d'ouvertures ovales (30-32) de différentes tailles, confluant par leur extrémité interne, forme un anneau complet. La partie médiane est fermée et présente au milieu la longue cicatrice du stigmate du stade précédent.

Les traces stigmatiques de tous les segments du corps, du métathorax à l'avant dernier, existent comme chez *C. auratus*, mais ici elles sont beaucoup plus apparentes (Fig. 13 ; Pl. VII, 38, T St).

Remarque.

Les larves de *Rhagio* et de *Chrysopilus* se ressemblent beaucoup, et leur identification n'est pas aisée.

Hennig (1948-52), dans le tableau de détermination des larves des genres de la famille des *Rhagionidae*, ne les différencie pas. Malloch (1917) donne comme caractère distinctif des deux genres une petite saillie à la base externe des lobes supérieurs du dernier segment des larves de *Chrysopilus*. Beling (1875) ne mentionne pas ce caractère comme étant distinctif des deux genres. Greene (1926) n'ayant pas examiné de larves de *Rhagio*, ne fait pas entrer ce genre dans la clef de détermination qu'il donne pour cette famille.

Ayant décrit en détail les larves de *Rhagio scolopaceus* et de *Chrysopilus auratus* et également examiné les larves de *R. lineola*, *Rhagio* sp, et *C. aureus*, je résumerai les principaux caractères différentiels qui peuvent servir comme base de la distinction des deux genres :

1. Capsule céphalique : la plaque dorsale céphalique présente toujours un dessin chez *Rhagio* tandis qu'elle est uniforme chez *Chrysopilus*.
2. Anus : chez *Rhagio*, il est petit et d'une forme ovale, chez *Chrysopilus* grand et triangulaire.
3. Stigmates postérieurs : le nombre des ouvertures est plus élevé (double) chez *Chrysopilus*.

Je pense que ces trois types de caractères sont propres à chacun des genres. Cependant il serait désirable d'examiner les larves d'un plus grand nombre d'espèces, afin de tirer des conclusions d'une valeur générale plus rigoureuse.

III. TÊTE

A. Eléments squelettiques

La tête de *Rhagio scolopaceus* est, comme chez *C. auratus*, rétractée en très grande partie dans le premier segment thoracique (Fig. 15, Pl. VIII, 44). Seule reste libre la partie antérieure portant les appendices céphaliques. Cette rétraction de la tête dans le thorax ne l'empêche pas d'être très mobile, et même capable de se retourner jusqu'à près de 180°.

Cette tête est modifiée à tel point qu'on ne peut plus y reconnaître les parties d'une tête normale d'insecte. Elle se présente sous la forme d'un bulbe allongé (Pl. VIII, 43). La partie postérieure rétractée dans le thorax est constituée de membranes plutôt délicates, la partie libre étant fortement sclérotisée.

Source : MNHN, Paris

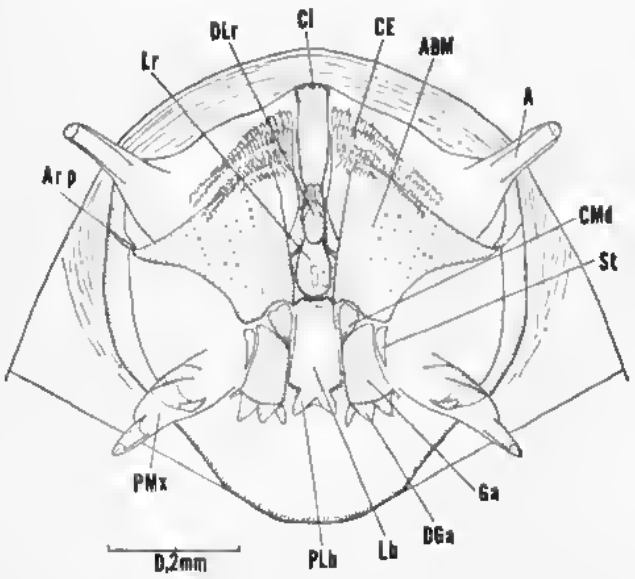


Fig. 15. — *R. scolopaceus*. Tête vue de face. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position d'adduction.

De la capsule céphalique reste une plaque dorsale qui, en avant, se courbe et descend latéralement presque jusqu'à la face ventrale (Pl. VII, 34). Cette plaque céphalique se prolonge en arrière en s'amincissant et finit par deux profondes échancrures qui délimitent un lobe médian arrondi. Ce lobe, sur lequel s'attachent de puissants faisceaux du muscle adducteur mandibulaire, est renforcé par une crête interne, médiane, longitudinale (Pl. VIII, 43 ; IX, 48, Cr). La signification de cette crête est discutée plus loin. La plaque dorsale de couleur jaune-brun, non uniforme, présente en son milieu une zone incolore. Les bords latéraux sont fortement sclérotisés et forment deux replis de couleur plus sombre. Ces replis sont ici plus forts et plus nets que chez *C. auratus* (Pl. VIII, 43; IX, 48, 51, B Pl D). Ils peuvent être homologués aux bâtonnets métacéphaliques des *Erinnidae* et des *Empidiformia (Dolichopodidae* et *Empididae)*. Chez les larves de ces groupes, la plaque céphalique a subi une réduction plus poussée encore et les bâtonnets métacéphaliques, devenus libres, supportent les muscles des pièces buccales.

La plaque céphalique, au milieu de son bord antérieur, s'effile et se prolonge par le labre (Pl. VIII, 43, Lr). Latéralement deux échancrures forment les foramens antennaires (FA); les antennes sont développées et uniarticulées (Fig. 15, A). Sur la branche latérale de chacune des échancrures s'articule la mandibule (Fig. 15, Ar p). Entre le clypéus et le foramen antennaire et jusqu'à la mandibule, s'étend un champ d'épines comme chez *C. auratus* (Fig. 15 ; Pl. VIII, 43, 44, C E).

Source : MNHN, Paris

Sur la face ventrale de la plaque dorsale, près de son bord antérieur, se trouvent les plaques verticales (phragmes paraclypéaux) (Pl. VII, 34; IX, 52, Pr P) plus développées ici que chez *C. auratus*. Leur partie inférieure se différencie en une pièce spéciale délimitée par un sillon et formant une apophyse à sa partie postérieure (Ap). Au-dessus de cette apophyse, dans une loge, prend appui le bâtonnet tentorial.

Les bâtonnets tentoriaux (T) vont en s'écartant vers l'arrière et se terminent par une expansion membraneuse qui atteint presque la plaque céphalique sur son bord postéro-ventral (Pl. VII, 34; XI, 62, Ex p T). On retrouve chez les *Tabanidae* une structure analogue, que Cook (1949) dénomme « phragme tentorial postérieur », développée entre la partie postérieure du tentorium et celle de la plaque céphalique. Mais dans le cas présent, cette expansion n'est pas liée à la plaque céphalique.

Sur la région ventrale de la tête, s'ouvre le foramen occipital qui s'étend sur presque toute sa surface, le labium n'en occupant que la partie antérieure.

B. Pièces buccales

a) Labre et Épipharynx

Le labre est un organe déprimé dans le sens vertical, étroit, fortement sclérotisé, prolongeant en avant le fronto-clypéus. Il est intimement lié à ce dernier et ne peut effectuer aucun mouvement autonome.

Le passage du clypéus au labre est marqué par une dépression légère, mais beaucoup plus marquée que chez *Chrysopilus auratus* (Pl. VIII, 43, S Lr).

Le labre est recourbé vers le bas et vers l'arrière (Pl. VII, 34). Il forme sur son extrémité postéro-ventrale un processus charnu en forme de bouchon qui est suivi par une excavation se prolongeant par l'épipharynx (Pl. XI, 58). Sa partie dorsale est fortement sclérotisée, tandis que ventralement il est plus ou moins membraneux. Antérieurement, il porte trois dents dont l'intermédiaire est double (Fig. 15; Pl. XI, 59, D Lr). Ces dents sont très dures et servent à la progression de la larve dans le sol.

Le labre possède une série de quatre paires de soies sensorielles (Fig. 16) :

a) une paire à mi-distance de la suture clypéo-labrale et de la dent supérieure ;

b) une paire au niveau de la dent intermédiaire, constituant le point le plus avancé de la tête ;

c) deux paires voisines sur son extrémité antéro-ventrale (Pl. VIII, 46). Plusieurs papilles sensorielles sont aussi dispersées sur sa partie inférieure et antérieure (Pl. VIII, 44, P S).

Sur la base du processus en forme de bouchon mentionné plus haut, existe une zone légèrement sclérotisée (Pl. VII, 34, Z sc). Entre cette zone

Source : MNHN, Paris

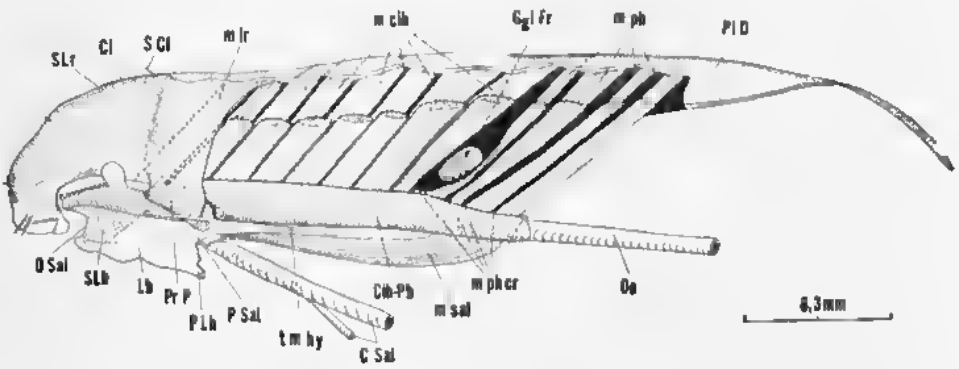
sclérotisée et les deux paires de soies sensorielles inférieures, se dessine une légère dépression parcourue transversalement par une série de petites dents membraneuses et incolores, dirigées vers le bas, formant un peigne (Pl. VIII, 47 ; IX, 49, Pg). On pourrait supposer que par cette dépression passent les liquides de nutrition. Cette disposition, et aussi la position très avancée de l'hypopharynx assureraient, comme chez *Chrysopilus* la réalisation d'un canal très étroit, passage apparent des liquides nourriciers vers la bouche. Mais un sclérite, qui occupe toute la largeur du labre et que je considère comme épipharyngien, obstrue la communication de la dite dépression avec la cavité préorale, et interdit ainsi chez *Rhagio* toute circulation, même liquide, par cette dépression.

La paroi dorsale membraneuse de la cavité préorale se prolonge en arrière, passant entre les phragmes où se trouve la bouche fonctionnelle, et forme le plafond du cibarium-pharynx.

b) Cibarium et Pharynx

La partie sclérotisée du cibarium-pharynx est ici beaucoup plus large que chez *C. auratus* (Pl. IX, 50, 51). Elle parcourt les 3/5 de la longueur de la capsule céphalique. Elle s'insère par son extrémité antérieure entre les phragmes paraclypéaux sur lesquels elle s'appuie solidement. Son extrémité postérieure, suivie par l'œsophage, reste libre (Fig. 16).

La paroi dorsale est membraneuse et reçoit les insertions des muscles cibariaux et pharyngiens directement, sans l'intermédiaire d'un pli comme chez *C. auratus* (Pl. XII, 61). Ces muscles, en se contractant, tirent



F;g. 16. — *R. scolopaceus.* Région longitudinale médiane de la tête en vue latérale gauche (la paroi de la moitié gauche de la capsule céphalique a été ôtée).

la paroi dorsale, et le cibarium-pharynx s'ouvre en forme de tube. A leur état de relâchement, au contraire, cette paroi touche le fond sclérotisé et la communication entre la cavité préorale et l'œsophage s'interrompt. Le cibarium-pharynx prend alors la forme d'un croissant. En avant il se prolonge par l'hypopharynx.

Source : MNHN, Paris

La musculature du cibarium-pharynx est très importante. Elle comprend les muscles suivants (Fig. 16 ; Pl. VIII, 45) :

1) Un muscle impair (Fig. 16; Pl. IX, 52, 53, m lr), également décrit chez *C. auratus*. Il a son origine sur la partie antérieure du fronto-clypéus et passant entre les phragmes s'insère sur la partie postérieure de l'épipharynx. L'homologation de ce muscle ne paraît pas facile. Chez *Tabanus*, il existe une paire de muscles labro-épipharyngiens avant les phragmes (Cook, 1919, Fig. 25 B et Fig. 26 B) et un muscle impair. Ce dernier a son origine sur le fronto-clypéus au niveau du ganglion frontal et s'insère sur l'épipharynx. Cook le considère comme résultant de la fusion des muscles messoriaux. Les larves de *Chrysopilus* et de *Ithagio* ne possèdent qu'un seul muscle qui se situe, du point de vue topographique, à une position intermédiaire. D'autre part, les seuls repères qui permettent son identification sont la suture labro-clypéale et la position du ganglion frontal. Or, le muscle en question se place derrière la suture labro-clypéale et très en avant du ganglion frontal ; il me paraît légitime de lui attribuer la signification d'un muscle labral.

2) Une série de 11 paires de muscles. Ils ont tous leur origine sur la capsule céphalique et s'insèrent sur la paroi membraneuse dorsale du cibarium-pharynx dont ils sont les dilatateurs. Leur position par rapport au ganglion frontal (Fig. 16; Pl. X, 54, 55, Ggl Fr) permet de les séparer en deux groupes. Ceux qui se trouvent à une position antérieure au ganglion frontal selon Snodgrass (1935) doivent représenter les muscles cibariaux. Au nombre de 7 paires ils sont tous de la même puissance (Pl. X, 54, m cib), sauf le plus postérieur qui paraît plus faible. En arrière du ganglion frontal se placent 4 paires de muscles sensiblement moins puissants que les cibariaux. Ceux-ci représentent les muscles pharyngiens dilatateurs. Entre ces muscles s'interposent cinq muscles pariétaux transversaux (Pl. X, 54, 57, m ph cr). L'ensemble, assez individualisé, correspond à la partie « pharynx » de la cavité dite cibarium-pharynx. Cette dénomination est justifiée par la fusion du plancher sclérotisé du cibarium et de celui du pharynx. Cette fusion a permis la constitution d'une pompe aspirante très puissante mais en même temps a effacé les limites de deux cavités composantes.

3) Sur la face ventrale de la partie postérieure du fond sclérotisé du cibarium-pharynx, une paire de muscles prend son origine ; il s'agit de ceux de la pompe salivaire (voir paragraphe suivant).

c) Labium. Hypopharynx. Salivarium

Le labium, l'hypopharynx et le salivarium se présentent ici intimement liés et forment un tout morphologique et fonctionnel.

1. *Le labium* (Fig. 16, 17A, Lb) est membraneux, étroit, et porte une paire de palpes (P Lb) uniarticulés, réduits mais parfaitement recon-

Source : MNHN, Paris

naissables (Pl. IX, 53). Seul le prémentum est représenté, porteur des deux palpes, et transversalement déprimé en son milieu. Le labium ne possède pas de muscle.

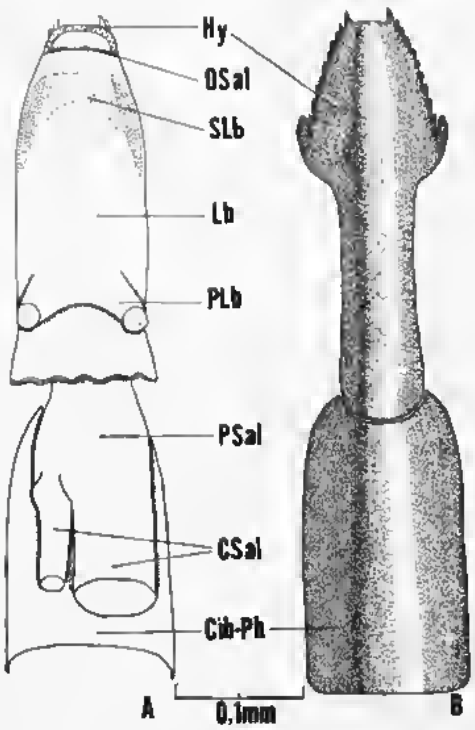


Fig. 17. — *R. scolopaceus*. Complexe labium-salivarium-hypopharynx. A : Labium, pompe et canaux salivaires, région antérieure de la partie sclérotisée (plancher) du cibarium-pharynx, en vue ventrale. B : Hypopharynx et région antérieure du « plancher » du cibarium-pharynx en vue dorsale (orale).

2. *L'hypopharynx* prolonge en avant le corps sclérotisé du cibarium-pharynx (Fig. 17 B). Il présente une structure très particulière. Fortement sclérotisé, son bord antérieur porte, de chaque côté, une série de 9-10 petites dents verticales, dirigées vers le haut. En arrière de chacune de ces séries de dents, une expansion (Pl. VII, 34; XI, 58, Ex Hy) monte vers le haut et s'appuie contre le labre. L'hypopharynx n'est pas soudé au fond sclérotisé du cibarium-pharynx, mais lié à celui-ci par une membrane, il peut effectuer de légers mouvements à l'aide d'une paire de muscles propres (Fig. 16, 20, m hy). Nous allons analyser ces mouvements et leur signification au chapitre du fonctionnement des pièces buccales. L'hypopharynx est ainsi situé immédiatement sous le labre et entre les complexes mandibulo-maxillaires (Pl. VII, 35 ; XI, 60).

Source : MNHN, Paris

3. Entre l'hypopharynx et le labium, s'ouvre le *canal salivaire* (Fig. 16 ; Pl. XI, 58, O Sal). A sa partie antérieure ce canal est suspendu à l'hypopharynx par un sclérite (Fig. 16, S Lb) qui l'entoure. Le débit de la salive est réglé par une pompe très simple qui se situe immédiatement à l'arrière du labium (P Sal). Cette pompe salivaire est actionnée par une paire de muscles puissants qui ont leur origine près du bord postérieur du cibarium-pharynx (Pl. X, 54, m sal). Contrairement à ce qui existe chez *C. auratus*, les deux canaux salivaires se réunissent juste avant la pompe salivaire (Fig. 17A). Il est à remarquer ici que le canal correspondant à la glande salivaire gauche est d'un calibre deux fois plus grand que celui de la glande salivaire droite (Pl. XII, 64). Malgré la différence de calibre des canaux, les glandes salivaires elles-mêmes sont de la même taille. Il est possible cependant que fonctionnellement l'une soit plus active que l'autre.

d) Complexe mandibulo-maxillaire

Pour mieux comprendre ce complexe, il faut tenir compte des trois faits qui caractérisent les pièces buccales des larves des Diptères : 1) Le changement de plan d'action des mandibules, 2) La réduction de la maxille et son étroite association avec la mandibule, 3) Le caractère biarticulé de la mandibule.

1) Chez les larves de *R. scolopaceus*, l'axe de rotation est horizontal, c'est-à-dire que la mandibule est mobile dans un plan parallèle au plan sagittal. Ce caractère est général, non seulement pour les *Rhagionidae*, mais pour tous les Brachycères. Cette rotation résulte d'un changement de l'articulation antérieure qui émigre à l'intérieur de la tête sur les phragmes bien développés ; l'articulation postérieure, elle, reste externe.

2) Déjà, chez les Nématocères, la maxille est passablement réduite. Chez les Brachycères Orthorrhaphes sa réduction s'accentue encore, tandis que se manifeste son association avec la mandibule. Elle perd ses articulations directes avec la capsule céphalique, mais tout en restant accolée à la mandibule garde un de ses propres muscles qui lui impose un mouvement parallèle à celui de la mandibule.

3) La mandibule biarticulée se rencontre chez les Nématocères *(Rhyphus, Liriope)*. On la retrouve chez les Brachycères.

Sur la signification de la mandibule biarticulée, les divers auteurs soutiennent des thèses différentes. Anthon (1943), suivi par Schremmer (1951) pense que ce type de mandibule est primitif et que la mandibule à un article a été ultérieurement acquise. Snodgnass (1950) réfute cette idée, « considérant l'évidence que la mandibule représente le seul coxa de l'appendice mandibulaire et que le vrai segment distal, quand il est présent, forme un palpe ». Bischoff (1924) émet l'hypothèse que ce type de mandibule est un caractère secondaire, etc... Quoiqu'il en soit, dans tous les cas observés, les mandibules biarticulées existent chez les Diptères lorsqu'elles sont articulées de telle façon qu'elles puissent fonctionner dans deux plans parallèles ou subparallèles au plan sagittal, et non en opposition.

Source : MNHN, Paris

1. *Eléments squelettiques.*

La mandibule est biarticulée. Son article distal (Fig. 18, C Md), falciforme, fortement sclérotisé, plus long et plus mince que chez *C. auratus*, constitue un vrai « crochet » mandibulaire. Il est de section légèrement ovale et parcouru par un canal interne (Pl. XII, 67). Ce canal ne paraît pas fonctionnel. Je n'ai pu déceler aucune ouverture sur la pointe du crochet. Ajoutons, d'autre part, qu'il ne semble pas exister de glandes venimeuses chez cette larve. Il y a lieu de rappeler que SCHREMMER (1951) a pu montrer que, chez *Tabanus* et *Atherix*, il existe des glandes unicellulaires venimeuses dont les produits se déversent par le canal mandibulaire dans la plaie causée chez la victime par le crochet.

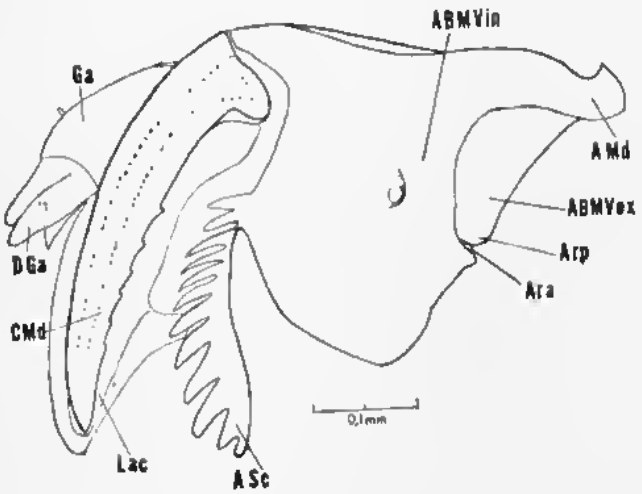


Fig. 18. — *R. scolopaceus.* Vue latérale interne du complexe mandibulo-maxillaire.

L'extrémité distale du crochet est pointue et porte, du côté interne, une série de 6 petites dents de taille croissante vers la base de l'appendice ; sa partie proximale s'épaissit par la présence d'un condyle ventral. Il joue un rôle capital dans la préhension de la nourriture. Par sa base élargie, il s'appuie sur l'arête d'angle formée par les deux volets de l'article basal et, par l'intermédiaire d'une membrane, garde une certaine mobilité. Il n'a pas de muscles propres et suit les mouvements de l'article basal. Ce dernier est constitué par deux volets formant un angle d'un peu moins de 65° (Pl. XII, 63, 65).

Le volet interne, plan, vertical et parallèle au labre, porte sur son bord antérieur une structure particulière qu'on ne retrouve chez aucune autre des espèces étudiées ici (Fig. 18, A Sc). Il s'agit d'un sclérite, très

Source : MNHN, Paris

fortement sclérotisé, qui prend naissance sur le volet interne de la mandibule et s'allonge, ventralement et en arrière, en arc de cercle. Une série de fortes dents forme une sorte de scie sur le bord externe de ce sclérite. Nous essaierons de comprendre la fonction de cette structure plus loin, dans l'étude de l'ensemble des mouvements des pièces buccales.

Le volet externe triangulaire s'étend latéralement à angle aigu par rapport au volet interne. Son bord postéro-latéral s'effile en une pointe qui forme l'articulation avec la capsule céphalique (Fig. 19, Ar p). Il porte, sur le milieu de son bord antérieur, une petite soie et deux autres près de l'arête. Cette dernière se prolonge en arrière et forme un apodème (A Md) sur lequel s'insère le tendon de l'abducteur de la mandibule. Sous l'action du même muscle, se meut aussi le champ d'épines. En effet, la membrane qui porte les épines fait suite au bord caudal de l'article basal mandibulaire et se termine sur la capsule céphalique. De cette façon les épines sont sous un pli quand la mandibule est au repos et se déploient au moment de l'adduction (Fig. 21).

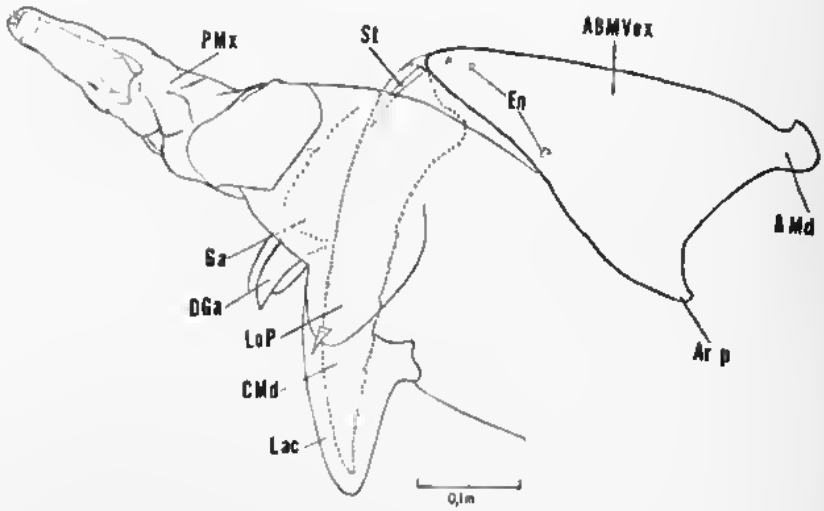


Fig. 19. — *R. scolopaceus*. Vue latérale externe du complexe mandibulo-maxillaire.

Sur la mandibule et du côté externe se trouve la maxille. Elle est profondément modifiée et réduite mais elle continue à jouer un rôle important à la fois sensoriel et mécanique dans le fonctionnement des pièces buccales. Sa partie proximale porte un palpe très développé. A la base de celui-ci, et ventralement, sur une bosse membraneuse, s'insère une soie sensorielle (Pl. VIII, 44, Lo P). Dorsalement un petit sclérite en forme de baguette doit représenter le stipes (Fig. 15, 19; Pl. VIII, 44, St). Aucune trace du cardo n'est décelable.

La laeinia et la galea sont bien développées et ont pris une structure

Source : MNHN, Paris

très particulière adaptée à leur nouvelle tâche : la protection du crochet mandibulaire et la progression de la larve dans le sol. La lacinia, suffisamment sclérotisée, s'accole de l'extérieur sur toute la longueur du crochet mandibulaire (Fig. 18 ; Pl. VIII, 44, Lac) ; ses bords se rabattent vers l'intérieur de façon à former une niche dans laquelle se loge la pointe du crochet mandibulaire (Pl. X, 56). La galéa se trouve dorsalement sur la base de la lacinia (Fig. 18, Ga) ; elle a une forme conique et sur son extrémité distale elle porte trois larges dents très fortes (D Ga). Au milieu de son bord dorsal existe une petite épine sensorielle.

Le complexe mandibulo-maxillaire s'articule à la capsule céphalique par l'intermédiaire de deux pivots, chacun d'entre eux situé sur un des volets de la mandibule. L'un de ces pivots, dépendant du volet externe, est monocondylique, la glène correspondante est portée par la capsule céphalique (Fig. 15, Ar p). Cette articulation est la primitive. L'autre pivot, l'interne, est secondairement acquis (Snodgrass, 1950) (Fig. 18; Pl. VII, 34, Ar a). Il correspond à une glène limitée par deux éminences du bord postérieur du volet interne de la mandibule. A cette glène s'adapte un condyle du phragme paraclypéal. Ainsi, l'axe qui passe par les deux pivots (axe de rotation de la mandibule) est horizontal et ne permet qu'un mouvement de rotation vertical de la mandibule dans un plan parallèle au plan sagittal.

La maxille ne possède aucune articulation directe sur la capsule céphalique. Elle suit les mouvements de la mandibule ; elle a cependant conservé son propre muscle adducteur qui lui permet un léger déplacement dégageant la pointe du crochet. L'élasticité de la lacinia et de la membrane qui la lie à la mandibule permet cette légère mobilité.

2. *Musculature.*

Le complexe mandibulo-maxillaire de *R. scolopaceus* est mû par une musculature puissante et complexe (Fig. 20 ; Pl. VII, 45) formée par trois groupes de muscles : 1) abducteur de la mandibule, 2) adducteur de la mandibule, 3) adducteur de la maxille.

1) *Abducteur de la mandibule* (m ab md). — C'est un muscle puissant à quatre branches. Les deux plus puissantes (a et b) ont leur origine sur la partie postérieure de la plaque dorsale. Les deux autres (c et d), de loin moins puissantes, se situent sur l'expansion postérieure du tentorium. Les quatre tendons se réunissent en un seul, très large, qui vient s'insérer sur l'apodème formé par le bord postérieur de l'arête dorsale de l'article basal de la mandibule. Le plan d'action de ce muscle est parallèle au plan sagittal. L'abducteur de la maxille ayant disparu, c'est ce puissant abducteur de la mandibule qui se charge de ramener à la position de rétraction l'ensemble du complexe mandibulo-maxillaire, et en même temps de provoquer le reploiement du champ d'épines qui se déploie par l'action du muscle adducteur.

Source : MNHN, Paris

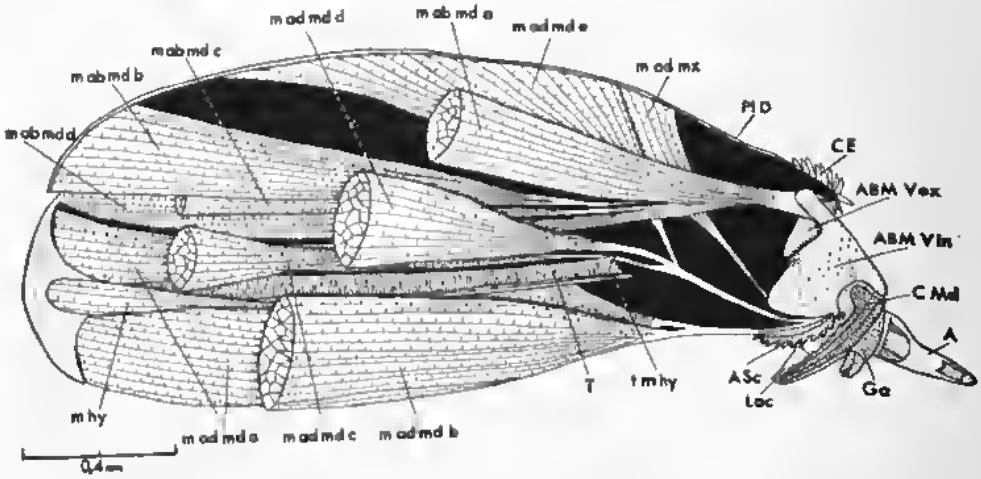


Fig. 20. — *R. scolopaceus*. Vue latérale interne, schématique, de la moitié gauche de la capsule céphalique montrant la musculature du complexe mandibulo-maxillaire (les organes de la région longitudinale médiane ont été ôtés).

2) *Adducteur de la mandibule* (Pl. XI, 62, m ad md). — Deux groupes de faisceaux contribuent à l'adduction de la mandibule. Le premier est constitué par deux branches (a et b) qui ont leur origine sur la partie inférieure du tentorium et de son expansion postérieure. Le tendon longe la paroi dorsale du sclérite en scie en s'y insérant. Le deuxième est un triceps dont les deux plus puissants faisceaux (d et e) ont leur origine sur la plaque dorsale, le troisième (c) sur l'expansion du tentorium. Le long tendon, après avoir contourné par en-dessous le volet interne de l'article basal de la mandibule, s'insère sur la base du sclérite en scie. Ce muscle se charge de l'adduction du complexe mandibulo-maxillaire tout entier. En effet, l'adducteur maxillaire n'a qu'une tâche très spécialisée à remplir.

3) *Adducteur de la maxille* (m ad mx). — La maxille possède un adducteur simple et peu puissant. L'origine de ce muscle se situe en une position antérieure, sur le bord latéral de la plaque dorsale. Son long tendon, suivant un trajet oblique d'arrière en avant et de l'extérieur vers l'intérieur, vient s'insérer sur le bord interne de la partie distale de la lacinia. Le rôle de ce muscle adducteur n'est pas tellement d'aider à l'adduction de la maxille, qui, étroitement associée à la mandibule, suit le mouvement de cette dernière, mais de faciliter par une contraction latérale la libération du crochet mandibulaire de sa gaine.

La description et les schémas (Fig. 20; Pl. IX, 48, 51) mettent en évidence un enchevêtrement extrême des faisceaux musculaires. Il en résulte une répartition équilibrée des forces de traction sur tous les points ren-

Source : MNHN, Paris

forcés du tentorium et de la plaque dorsale. La région postérieure de cette dernière est renforcée par l'épaississement de son bord et par l'arête interne longitudinale et médiane. Ses bords latéraux épaissis en bourrelet contribuent aussi à la solidité du système. Le tentorium, avec son expansion postérieure, offre une base ferme à l'insertion des puissants muscles adducteurs mandibulaires.

C. Fonctionnement de la tête

Les pièces buccales, par des mouvements appropriés, déterminés par leur structure, conduisent la nourriture vers la bouche située un peu en arrière entre les phragmes paraclypéaux.

Le labre n'effectue aucun mouvement. Solidement attaché au frontoclypéus, il constitue le plafond du cibarium. Il porte un certain nombre de soies sensorielles qui donnent à l'animal divers renseignements sur la proximité et la qualité de la nourriture.

Les mandibules jouent un rôle très important. Leur tâche mécanique consiste à capturer et retenir fermement la proie, lui causant en même temps la blessure par laquelle aura lieu l'aspiration des liquides nutritifs. Les complexes mandibulo-maxillaires s'animent d'un mouvement alternatif rotatoire vertical parallèle au plan sagittal. Trois muscles de puissance inégale contribuent à ce mouvement, et en même temps à celui du champ d'épines. Ce dernier ne paraît pas jouer un rôle quelconque à la préhension et l'aspiration de la nourriture. Les crochets mandibulaires pointus, tirés par leurs très puissants adducteurs, provoquent chez la proie une blessure circulaire. Mais avant qu'ils ne piquent il faut qu'ils soient libérés de la lacinia protectrice (Fig. 21). C'est l'adducteur de la maxille qui se charge de ce dégainage. Une observation directe n'étant pas possible, la position et la forme de l'appendice ainsi que les muscles qui le meuvent peuvent seuls nous donner les éléments de la compréhen-

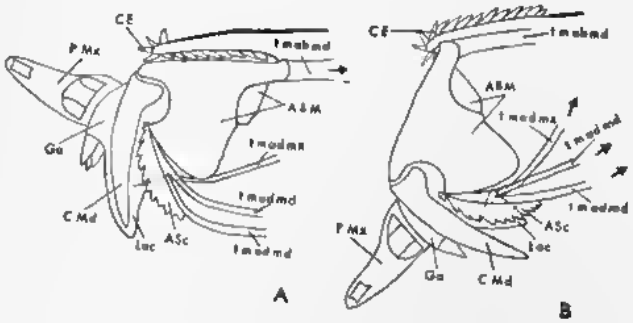


Fig. 21. — *R. scolopaceus*. Complexe mandibulo-maxillaire aux deux positions extrêmes de son mouvement. A : Fin du mouvement de l'abduction. B : Position terminale de l'adduction dans le cas de l'attaque d'une proie.

Source : MNHN, Paris

sion de sa fonction. Or, la position très avancée et latérale de l'origine de ce muscle adducteur lui permet de tirer la lacinia un peu en arrière et en haut, mais toujours dans le sens du mouvement général du complexe mandibulo-maxillaire. De cette façon il provoquerait le « dégainage » du crochet mandibulaire. La traction du muscle cessant, la lacinia reprendrait sa position normale par l'élasticité seule de la membrane qui l'unit à la mandibule, étant donné qu'il n'existe aucune articulation.

Schremmer (1951), n'ayant pas étudié la musculature, ne peut expliquer le dégagement du crochet qu'en imaginant une plus forte érection de celui-ci « à la base duquel est insérée la prolongation élargie d'un tendon adducteur » (p. 356). Sur la figure donnée, cet auteur ne représente pas ce tendon comme il le fait dans le cas de *Chrysopilus sp. (auratus* ?). Quant à moi, je n'ai pu voir ce tendon : je pense donc que c'est bien la traction de l'adducteur maxillaire qui permet le dégagement de la pointe du crochet.

Les pointes des deux crochets provoquent deux blessures circulaires, que les appendices en scie des volets internes de l'article basal des mandibules prolongent en dessous par deux coupures. Ces dernières permettent le passage de l'appareil buccal entier dans le corps de la victime, passage nécessaire à l'absorption de la nourriture. Chez *C. auratus*, les deux crochets réunis forent une simple ouverture par laquelle s'effectue le passage de la partie antérieure de la tête. Le rôle des mandibules ne s'arrête pas là. Elles continuent leurs mouvements, et, avec les pointes des crochets et les dents du bord des galéas, déchirent les organes internes de la victime, facilitant ainsi l'action de la salive. En même temps, ces mouvements créent un courant des liquides vers la bouche.

Le labium joue un rôle secondaire ; attaché à l'hypopharynx, il suit ses mouvements. Il porte deux palpes richement dotés d'éléments sensoriels.

L'hypopharynx possède une paire de faibles muscles qui s'insèrent sur ses côtés et ont leur origine sur les bâtonnets tentoriaux. La traction de ces muscles lui imprime un faible mouvement dorso-ventral, l'élasticité de la liaison membraneuse entre l'hypopharynx et le plancher sclérotisé du cibarium-pharynx étant antagoniste de cette traction (Fig. 16, 20).

Quand l'hypopharynx s'abaisse sous l'action de ces muscles, il s'appuie sur le « bouchon » postéro-ventral du labre (Pl. XI, 58) et l'ouverture du salivarium se dégage entièrement tandis que l'entrée du cibarium se ferme. Dans cette phase, la salive se déverse dans le corps de la proie.

Le manque de matériel ne m'a pas permis d'effectuer les expériences qui m'ont conduit à vérifier chez *C. auratus* le rôle paralysant de la salive. Mais il y a lieu de penser, d'après de nombreuses observations, que la salive de la larve de *R. scolopaceus* possède les mêmes qualités. De plus, l'examen du contenu du tube digestif montre que la salive doit provoquer une digestion partielle extra-orale.

La liquéfaction des chairs et organes internes de la proie étant avancée, la succion commence. Pendant cette phase, l'hypopharynx revient par élasticité à sa position normale, ce qui permet le passage des liquides

Source : MNHN, Paris

nutritifs entre celui-ci, le labre et les mandibules. Les dents verticales du bord de l'hypopharynx semblent n'avoir d'autre rôle que de constituer une sorte de filtre qui retiendrait les fragments de chair trop grands. La force aspiratrice est fournie par les puissants muscles cibariaux et pharyngiens.

Une dernière tâche est dévolue aux pièces buccales de la larve de *R. scolopaceus* : celle d'aider à la progression dans le sol. En effet, cet animal est fréquemment en mouvement, d'une part pour rechercher sa nourriture, d'autre part pour éviter des conditions écologiques défavorables (dessèchement, froid, etc...). Cette fonction des pièces buccales est assurée par le labre armé de ses dents antérieures et par les complexes mandibulo-maxillaires. Ces derniers, en raison de leur structure et de leurs mouvements, participent très énergiquement à l'avancée, comme je l'ai décrit pour la larve de *C. auratus*.

Remarque

J'ai pu récolter quelques exemplaires très rares de *Rhagio lineola* F. et de *Rhagio* sp. (*tringarius* L. ?). L'examen de ces larves a montré une ressemblance de l'ensemble de leur tête avec celle de *R. scolopaceus*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

VERMILEO VERMILEO DeG.

I. DESCRIPTION DE LA LARVE

La larve de *Vermileo vermileo* a été maintes fois décrite plus ou moins en détail. Pour cette raison, une description succincte est donnée ici accompagnée de dessins précis figurant les structures souvent négligées par les auteurs.

Corps : la larve de *V. vermileo* mesure 12 à 15 mm de longueur ; elle est effilée en avant, élargie à son extrémité postérieure et comprimée dorso-ventralement (Fig. 22). Elle comprend la tête plus onze segments ; les segments thoraciques portent des plis transversaux qui rendent difficile la distinction de ses limites.

Tégument : rugueux, jaunâtre, transparent, mince, parsemé de soies de tailles et de significations différentes. Latéralement, le corps porte de nombreuses soies sur le thorax, montées sur des lobes charnus et coniques, elles sont au nombre de quatre sur le prothorax et de cinq sur le méso et métathorax. Chacune des soies latérales correspond à une annulation du corps et est entourée d'autres soies accessoires plus petites. Sur les segments abdominaux, elles se groupent surtout au milieu de ceux-ci en formant un faisceau. L'avant-dernier segment porte dorsalement, sur un bourrelet transversal, une rangée de longues et fortes épines alternant avec de petites soies. Les épines sont longues, aplaties à la base, en forme d'hameçon à l'extrémité.

Le premier segment abdominal (Pl. II, 12) porte ventralement près de son bord antérieur un petit pseudopode (Ps) médian muni de une à sept fortes épines.

Le corps se termine par quatre lobes charnus coniques, tous situés sur le même plan et qui portent des soies. Ventralement se situe l'anus en forme de fente longitudinale. Dorsalement, protégés sous un pli, se trouvent les stigmates postérieurs en forme de petits entonnoirs (Pl. II, 15, XIV, 74). Les stigmates antérieurs (Fig. 23), très petits, constitués de quatre digitations

Source : MNHN, Paris

s'ouvrent dorsalement sur le prothorax. Sur tous les segments, à l'exception du mésothorax, existe la trace d'un stigmate non fonctionnel (Fig. 22, T St).

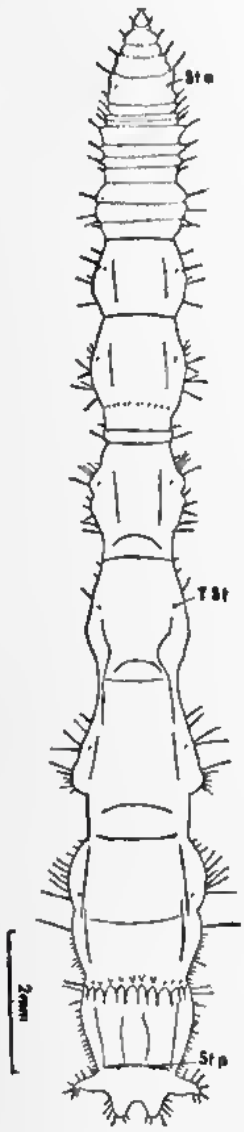


Fig. 22. — *V. vermileo*. Vue dorsale de la larve

II. TÊTE

A. Eléments squelettiques

La tête de *Vermileo vermileo* est, en général, comparable à celle des autres *Rhagionidae* que nous venons d'étudier. Pourtant elle en diffère sur plusieurs points, les uns corrélatifs de l'adaptation à un mode de vie particulier, les autres résultant de l'évolution générale de l'espèce dans l'ordre des Diptères.

Ce qui frappe dès le premier abord, c'est la taille très réduite de la tête. Sa mobilité reste, de loin, moindre de celle des autres espèces étudiées. Un troisième point de différence est que presque la moitié antérieure de la plaque dorsale reste libre. Ce sont là des caractères adaptatifs qui permettent à la larve de capturer et sucer des animaux très petits ou relativement grands.

Le prothorax s'insère sur la capsule céphalique au voisinage du milieu de la longueur de celle-ci (Fig. 25, L P) : ainsi la tête émerge beaucoup plus vers l'avant que chez les larves précédemment étudiées et peut, de ce fait, agir plus efficacement dans la capture des proies. La plaque dorsale, très étroite antérieurement, s'élargit vers l'arrière pour atteindre son point le plus large près de son bord postérieur. Sur ce dernier, au milieu, existe un épaississement sur lequel s'insèrent des muscles céphaliques (Fig. 25 ; Pl. XV, 81, E P D). La plaque céphalique dorsale se présente comme une bande voûtée et son axe longitudinal forme un arc de cercle (Fig. 28). Elle est d'une couleur brun-clair s'assombrissant vers l'arrière. Les bords latéraux sont renforcés et se prolongent vers l'avant en deux tiges qui supportent chacune l'articulation postérieure de la mandibule correspondante (Fig. 25, Ar p). Le bord antérieur forme des deux côtés du

Source : MNHN, Paris

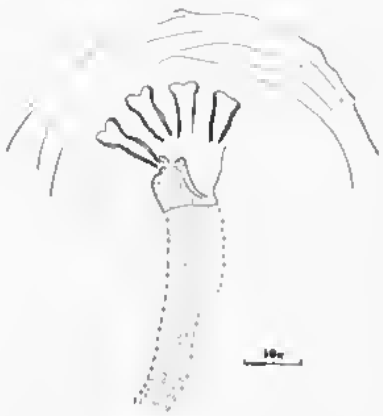


Fig. 23. — *V. vermileo.* Stigmate antérieur

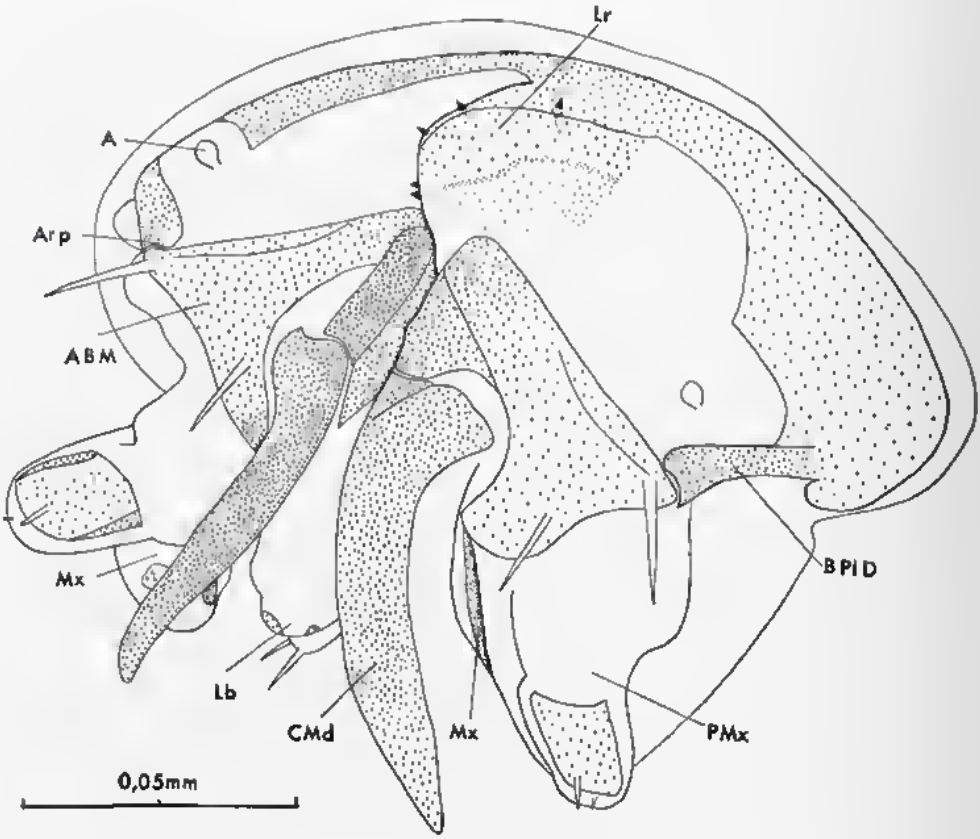


Fig. 24. — *V. vermileo.* Vue antéro-latérale de la tête

Source : MNHN, Paris

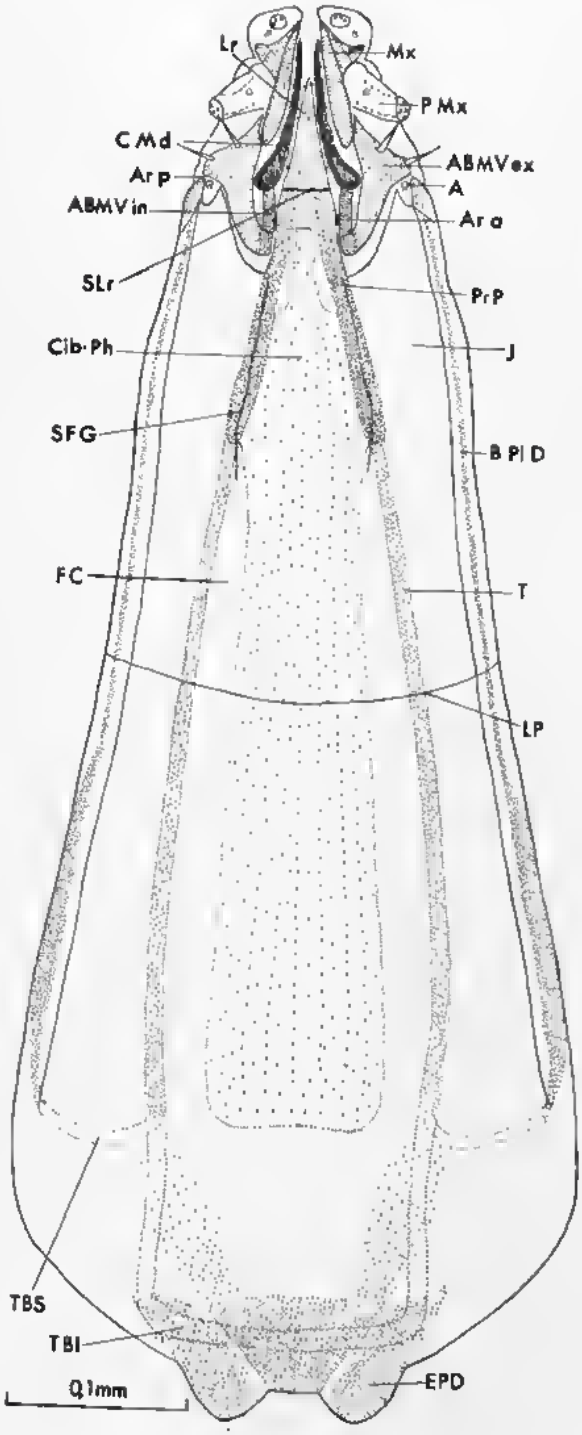


Fig. 25. — *V. vermileo.* Vue dorsale de la capsule céphalique

Source : MNHN, Paris

prolongement médian (clypéus) deux profondes échancrures dans lesquelles se meuvent les complexes mandibulo-maxillaires.

Les champs d'épines n'existent pas chez cette espèce. Entre l'articulation postérieure de la mandibule et le clypéus s'étend une membrane mince, mais celle-ci ne porte aucune trace d'épines. Nous reviendrons plus loin sur la signification de l'absence de cette structure en étudiant le fonctionnement des pièces buccales. Sur les côtés du bord antérieur s'ouvrent les deux petits foramens antennaires. Les antennes sont minuscules, réduites à deux petites verrues (Pl. II, 14, A).

Des deux côtés du clypéus, prolongés vers l'arrière, se distinguent par leur couleur plus foncée, les origines des phragmes paraclypéaux. (Pl. XV, 80). Ces derniers sont bien développés et se caractérisent par leur grande longueur (Fig. 25, Pr P). Sur leur bord antéro-ventral un renforcement proéminent s'offre à l'articulation antérieure du complexe mandibulo-maxillaire. Entre les deux phragmes s'appuie le plancher du cibarium-pharynx.

Le tentorium (Fig. 25, T) est représenté, comme chez les autres *Rhagionidae*, par deux bâtonnets soudés antérieurement sur les phragmes paraclypéaux. Ces bâtonnets se prolongent en arrière, longent latéralement le cibarium-pharynx, et, sur leur tiers postérieur, se recourbent vers le bas (Fig. 33). Ils sont plutôt minces et, en coupe transversale, ont une forme ovale (Pl. XIII, 72). Tout en arrière, ils perdent leur pigmentation et se bifurquent en deux branches. Les branches supérieures (Fig. 25, 33, T B S) viennent s'appuyer sur le bord latéral de la plaque dorsale, les branches inférieures (Pl. XIV, 73, T B I) prolongent vers l'arrière les bâtonnets et, au niveau du bord postérieur de la plaque céphalique dorsale, se recourbent vers l'intérieur et s'unissent sur le plan médian.

La disposition des branches supérieures du tentorium décrite plus haut rappelle les phragmes postérieurs des *Tabanidae*; mais, ni la position, ni l'origine de ces branches n'autorisent une homologation avec ces formations.

La partie ventrale de la tête n'est fermée que par un labium très réduit et par une membrane intercalaire unissant ce dernier au prothorax. Sur cette membrane se dressent 4 longues soies.

La position du cerveau est ici un peu différente de celle de *C. auratus* et de *R. scolopaceus*. Ceci est la conséquence du fait que l'axe longitudinal de la tête forme un angle avec celui du corps. De cette disposition résulte un déplacement du cerveau, qui occupe ici une place postéro-ventrale par rapport à la capsule céphalique. Ainsi une coupe transversale juste dans le bord postérieur de la plaque dorsale traverse le ganglion sous-œsophagien (Pl. XIII, 69; XV, 79). On ne peut pas toutefois, considérer ce ganglion comme se trouvant dans la capsule céphalique, parce que, à l'absence de la paroi ventrale du crâne, comme il a été décrit plus haut, la branche inférieure de l'expansion postérieure du tentorium et les muscles adducteurs mandibulaires qui partent de celle-ci délimitent ventralement la tête. Chez les autres Rhagionides étudiés ici, l'axe longitudinal de la tête prolonge en avant celui du corps et le cerveau se trouve en position postérieure par rapport à la capsule céphalique.

Source : MNHN, Paris

B. Pièces buccales

a) Labre et Epipharynx

Le labre (Pl. II, 14 ; XIV, 76, Lr) fait suite au clypéus dont il se distingue par un sillon bien marqué (S Lr). Il n'a aucun mouvement indépendant et n'est muni d'aucun muscle. Il suit les mouvements de la capsule céphalique. Sa forme est celle d'un triangle isocèle effilé en avant.

Dorsalement, le labre est faiblement sclérotisé, tandis que sa partie ventrale, projetant vers l'avant une protubérance pointue (Fig. 28, P L), reste membraneuse, renforcée toutefois par quelques sclérites épipharyngiens. Son bord dorsal et antérieur est garni latéralement d'une série de soies sensorielles. Ces soies, qui se trouvent aussi en nombre variable chez *C. auratus* et *R. scolopaceus*, sont ici beaucoup plus développées. Par contre le labre est dépourvu de dents.

Fig. 26. — *V. vermileo.* Coupe transversale du labre

Fig. 27. — *V. vermileo.* Coupe transversale passant par le labre et les crochets mandibulaires (coupe légèrement postérieure par rapport à la précédente).

La partie inférieure du labre est très mince (Fig. 26, 27), et permet le rapprochement des deux crochets mandibulaires qui, s'appliquant l'un sur l'autre, forment un tube comme chez *C. auratus*. La protubérance pointue mentionnée plus haut ferme ce tube par dessous. En arrière de cette pointe existe un long sclérite suivi d'une série de trois autres plus petits (Fig. 28, S Ep). Ce sont ceux qui forment l'épipharynx très étroit.

Juste derrière le dernier sclérite s'insère la première paire de muscles cibariaux (Pl. XIII, 71, m cib).

Source : MNHN, Paris

b) Cibarium et Pharynx

La spécialisation des pièces buccales de *Vermileo* due, comme chez les autres *Rhagionidae*, à des transformations considérables des éléments primitifs, rend très difficile la reconnaissance des cavités préorale et orale.

La cavité intergnathale est courte et étroite, et son axe longitudinal fait un angle de 130° avec celui du cibarium-pharynx (Fig. 28 ; Pl. XVI, 83, Cib-Ph). Ce dernier, atteignant les 3/4 de la longueur de la capsule céphalique est formé d'une partie sclérotisée, large et profonde, qui constitue son plancher (Pl. XIII, 70; XV, 78). Une membrane plutôt épaisse forme le plafond ; sur celui-ci s'insèrent les muscles cibariaux et pharyngiens qui ont leur origine sur la plaque dorsale. De ces muscles, seules les sept premières paires sont homologues des cibariaux. La position du ganglion frontal se trouvant entre la septième et la huitième paire détermine l'homologation de ces muscles (Fig. 28 ; Pl. XIV, 77, Ggl Fr).

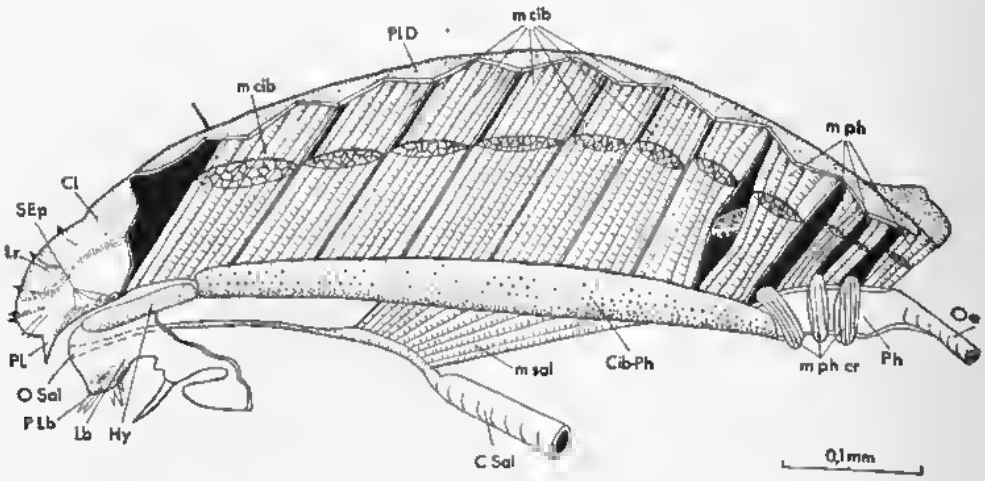


Fig. 28. — *V. vermileo*. Région longitudinale médiane de la tête en vue latérale gauche (la paroi de la moitié gauche de la capsule céphalique a été ôtée).

Entre le fond sclérotisé du cibarium-pharynx et l'œsophage s'interpose une zone particulière (Fig. 28, Ph). Elle consiste en une large chambre aux parois membraneuses et épaisses portant une forte musculature (Pl. XIII, 69; XV, 79, m ph cr) : s'insérant sur sa paroi dorsale, trois paires de muscles dilatateurs ayant leur origine sur la plaque dorsale ; dans l'épaisseur de sa paroi, trois muscles circulaires puissants. Cette structure

Source : MNHN, Paris

doit représenter le pharynx des Insectes du type généralisé. Le tout constitue ici une pompe très puissante.

Une zone comparable existe chez *Chrysopilus* et *Rhagio*, mais moins développée.

Antérieurement, le plancher du cibarium-pharynx s'unit avec les phragmes et les bâtonnets tentoriaux. C'est là son seul point d'appui, tout le reste de son corps étant libre.

Sur la partie ventrale, près de son bord postérieur, prend son origine une paire de muscles puissants : les muscles de la pompe salivaire.

c) Labium. Hypopharynx. Salivarium

Le labium est très réduit et membraneux (Fig. 29 ; Pl. XIII, 71). Il forme la paroi ventrale de la tête. Aucune suture ne permet la distinction de ses constituants. Sur sa partie ventrale, un sclérite supporte quelques épines de longueurs inégales. Entre ces dernières se situent les très courts palpes labiaux (P Lb).

Le labium est démuni de muscles et d'articulations ; il ne peut donc effectuer aucun mouvement. Sa partie dorsale (orale) est surmontée par l'hypopharynx.

Fig. 29. — *V. vermileo*. Coupe transversale du labium passant par les palpes labiaux.

L'hypopharynx (Fig. 28, 29, Hy), bien sclérotisé, a la forme d'un Y. Son bord antérieur arrive jusqu'au niveau du sclérite principal de l'épipharynx et reçoit les liquides nutritifs aspirés. Vers l'arrière, il est uni au fond sclérotisé du cibarium-pharynx par une membrane comme chez *Rhagio*. La paire de muscles hypopharyngiens n'existe pas ici.

Entre le bord antérieur de l'hypopharynx et le sclérite labial se trouve l'orifice salivaire, aboutissement d'un long salivarium (Fig. 28, O Sal). Ce dernier a la forme d'un tube dont la moitié ventrale est légèrement

Source : MNHN, Paris

sclérotisée (Pl. XV, 80, Sal). Son tiers proximal dorsal membraneux reçoit les insertions d'une paire de muscles qui prennent leur origine au fond du cibarium-pharynx (Fig. 28; Pl. XVI, 83, 84, m sal). A ce niveau aboutit le canal salivaire impair d'un calibre beaucoup plus grand.

Ce salivarium sclérotisé, qui constitue presque sur le tiers de sa longueur la pompe salivaire, n'existe pas chez les autres *Rhagionidae*. Il parcourt le labium et s'attache par son bord dorsal sur le fond de l'hypopharynx. Ainsi le labium, l'hypopharynx et le salivarium forment un ensemble fonctionnel.

d) Complexe mandibulo-maxillaire

Au premier abord, dans les pièces buccales de la larve de *V. vermileo*, c'est la conformation du complexe mandibulo-maxillaire qui frappe le plus. La mandibule est toujours biarticulée, et ses deux articles bien développés. De la maxille au contraire, il ne reste qu'un grand palpe uniarticulé et un seul sclérite allongé portant à son extrémité distale une petite papille sensorielle. Rien ne permet de distinguer quoi que ce soit des parties constituantes d'une maxille. Le fait est discuté plus loin en rapport avec le fonctionnement des pièces buccales.

1. *Eléments squelettiques.*

Comme chez les espèces précédentes, la mandibule est formée de deux articles (Fig. 30, 31).

L'article distal constitue un crochet mandibulaire très caractéristique qui, contrairement aux autres espèces déjà étudiées, se présente sous la forme d'une lame déprimée latéralement, beaucoup moins sclérotisée que chez *Chrysopilus* et *Rhagio* (Fig. 21). L'arête ventrale du crochet mandibulaire porte une série de 7 petites dents qui se prolongent du côté externe ; son côté interne est parcouru sur sa moitié basale par une cannelure. La partie antérieure de son arête dorsale se courbe vers le bas pour former la pointe. La base du crochet est renflée vers l'extérieur et le bas. Les deux crochets, en s'appliquant l'un contre l'autre par leurs faces internes, peuvent former un tube comme chez *C. auratus*.

L'article proximal forme un angle d'environ 50° (Fig. 32). Le volet externe, étroit sur l'arête dorsale, s'élargit brusquement à la base projetant en avant un large lobe (Fig. 30, A B M V ex). Ce lobe porte une épine, une deuxième épine se trouvant près du milieu du bord inférieur du volet (En). Ce dernier possède en arrière un petit condyle qui s'adapte dans la glène de la proéminence du bord latéral de la plaque dorsale pour former l'articulation externe (postérieure) (Ar p). Le volet interne (Fig. 31, A B M V in), deux fois plus large que l'externe, descend verticalement à partir de l'arête dorsale (A D). Il s'amincit au milieu et s'élargit ensuite pour se terminer à un bord inférieur presque circulaire. A la hauteur des deux tiers de son bord postérieur existent deux éminences formant une

Source : MNHN, Paris.

glène dans laquelle vient s'ajuster le condyle antérieur du phragme paraclypéal ; c'est là l'articulation interne (antérieure) du complexe mandibulo-maxillaire (Ar a).

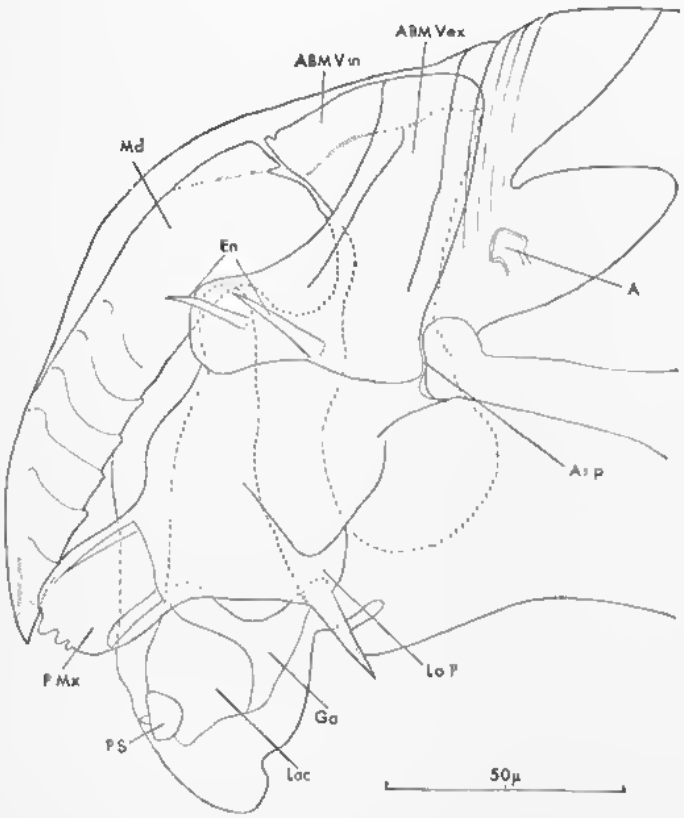


Fig. 30. — *V. vermileo*. Vue latérale externe du complexe mandibulo-maxillaire et de la région antérieure de la plaque dorsale.

Le crochet mandibulaire ne possède pas de muscles propres ; il suit passivement les mouvements de l'article basal sur lequel s'insèrent les muscles mandibulaires : l'abducteur sur l'apodème (A Md) formé en arrière de l'arête dorsale, l'adducteur sur le bord inférieur du volet interne. Le crochet a pourtant une certaine mobilité du fait qu'il n'est pas soudé à l'article basal, mais lié à lui par une membrane. Il touche par le bord supérieur de sa volumineuse base l'angle antéro-dorsal du volet interne ; c'est là le point d'application de la force pendant le mouvement d'adduction.

Source : MNHN, Paris

Une simple membrane unit le bord postérieur de la mandibule à la capsule céphalique au niveau où, chez les autres Rhagionides, existe un champ d'épines.

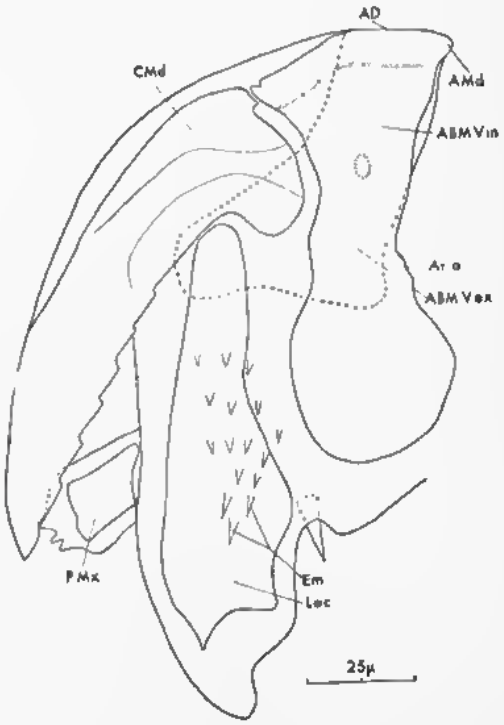


Fig. 31. — *V. vermileo.* Vue latérale interne du complexe mandibulo-maxillaire

A côté du crochet mandibulaire, et parallèle à lui, existe un sclérite déprimé latéralement, qui émet à son extrémité distale une expansion vers l'extérieur (Fig. 32 ; Pl. II, 14, Lac, Ga). C'est tout ce qui persiste de la maxille avec un palpe bien développé qui occupe tout l'espace entre l'expansion distale du sclérite maxillaire et le volet externe de la mandibule. Le palpe uniarticulé porte sur son extrémité un certain nombre de papilles sensorielles ; à sa base, ventralement, il forme un lobe charnu muni à son sommet d'une forte épine (Fig. 30, Lo P). En avant du sclérite maxillaire, sur son expansion latérale, se trouve un organe sensoriel (P S). Des auteurs ont considéré à tort cet organe comme un palpe et le vrai palpe comme une antenne (Brauer, 1883, *Vermileo* ; Marchal, 1897, *Lampromyia miki*). Leur erreur s'explique par le fait que l'antenne, très réduite, n'est pas aisément discernable.

La maxille possède sur sa face orale une quinzaine d'épines incolores, obliques, dirigées vers son extrémité (Fig. 31, 32, Em). A son extrémité

Source : MNHN, Paris

proximale, une membrane l'unit à la face interne du volet externe de la mandibule. Cette membrane lui permet de s'éloigner du crochet sous l'action du muscle adducteur maxillaire, tandis que l'élasticité de cette membrane ramène la maxille à la position de repos.

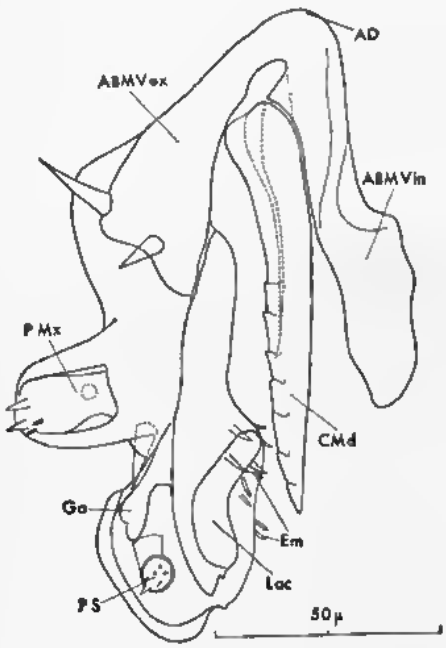


Fig. 32. — *V. vermileo.* Vue dorsale du complexe mandibulo-maxillaire

Il n'existe aucun repère permettant d'analyser la constitution du sclérite représentant ici la maxille. L'étude du fonctionnement pourrait donner quelques indices. En effet, à la position du repos, la pointe du crochet vient s'appuyer sur l'extrémité du sclérite maxillaire. Au moment de l'adduction, ce même sclérite, mû par un muscle indépendant, s'abaisse en premier et libère la pointe du crochet. Ainsi, nous retrouvons ici, quoique moins affirmée, une protection rappelant celle que la lacinia assure chez les larves de *C. auratus* et *R. scolopaceus*. Il est légitime de penser que chez *Vermileo* c'est également la lacinia qui assume ce rôle de protection du crochet mandibulaire. Suivant ce raisonnement, on pourra homologuer ce sclérite maxillaire à une lacinia et son expansion distale et latérale à un vestige de la galéa. Une telle interprétation demeure cependant pour une part hypothétique, car la nature peut adapter des éléments divers à un même usage.

Source : MNHN, Paris

2. *Musculature.*

Elle est analogue à celle des espèces précédentes. Elle est cependant moins complexe par son abducteur mandibulaire simple et par le moins grand enchevêtrement des faisceaux (Fig. 33 ; Pl. XIII, 68).

1) *Abducteur de la mandibule* (m ab md). — Il est simple dès son origine au milieu de la plaque dorsale (Pl. XIII, 70; XVI, 82, 83). Par l'intermédiaire d'un long et large tendon, il s'insère sur l'apodème de l'arête postéro-dorsale de l'article basal de la mandibule. Le plan d'action de ce muscle est parasagittal. Par sa contraction, il ramène le complexe mandibulo-maxillaire à la position de repos.

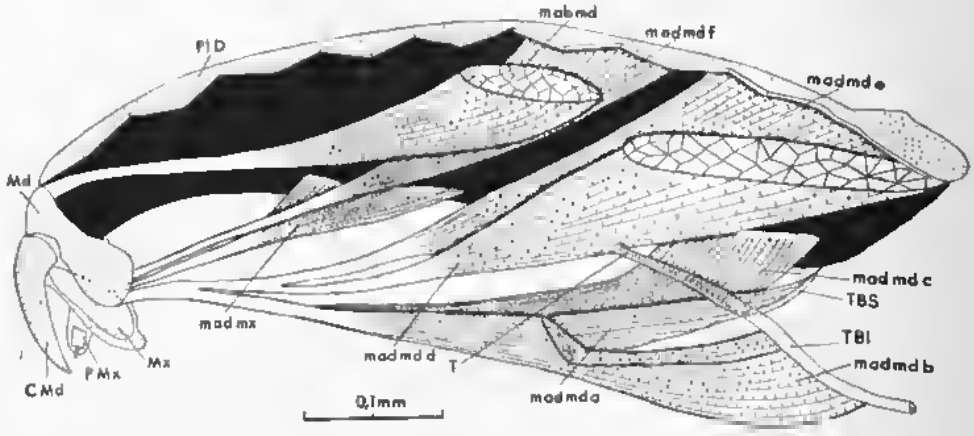


Fig. 33. — *V. vermiteo.* Vue latérale interne, schématique, de la moitié droite de la capsule céphalique montrant la musculature du complexe mandibulo-maxillaire (les organes de la région longitudinale médiane de la tête ont été ôtés).

2) *Adducteur de la mandibule* (m ad md). — Ce muscle très puissant se compose de trois groupes de faisceaux.

Le premier comprend trois faisceaux dont deux (a et b) ont leur origine sur le tentorium, et le troisième (c) sur la plaque dorsale (Pl. XIII, 69 ; XV, 78).

Le deuxième groupe est formé de deux faisceaux (d et e) qui prennent leur origine sur la plaque dorsale.

Les tendons de ces cinq faisceaux se réunissent avant de venir s'insérer sur le bord inférieur du volet interne de l'article basal de la mandibule. Sur le même bord, un peu en arrière, s'insère le long tendon d'un autre faisceau (f) dont l'origine se trouve sur la plaque dorsale à un point plus antérieur et plus latéral que celle des deux autres (d et c). En raison d'une telle disposition, les forces de traction se répartissent sur une grande partie de la plaque dorsale et sur le tentorium. L'adduction du complexe mandibulo-maxillaire, mouvement de très grande importance puisqu'elle assure la perforation de la victime, se trouve ainsi efficacement réalisée.

Source : MNHN, Paris

3) *Adducteur de la maxille* (m ad mx). — Il s'agit d'un muscle simple et plutôt faible qui a son origine sur le bord latéral de la plaque dorsale, à un point avancé (Pl. XIII, 68 ; XIV, 75). Son tendon s'insère sur la face postérieure et sur le tiers distal de la maxille. Par sa position il permet une traction plus forte de cette dernière, et il entraîne ainsi son éloignement du crochet mandibulaire. Celui-ci, libre, peut assurer son rôle principal qui consiste à perforer la proie.

L'épaississement du bord postérieur de la plaque dorsale, ainsi que l'union des deux branches inférieures des bâtonnets tentoriaux, consolident les points sur lesquels s'exercent les plus grandes forces. L'absence, d'autre part, de toute suture de déhiscence contribue à la solidité du système.

C. Fonctionnement de la tête

La tâche dévolue à la tête de la larve de *Vermileo vermileo* se trouve allégée par le mode de vie particulier de l'animal vivant dans le sable, la poussière accumulée dans des petits creux de rochers et le sol friable. Elle n'a pas à fournir un gros effort pour pénétrer dans un tel milieu et y frayer son chemin. La larve se déplace d'ailleurs très peu, et toujours à la suite d'une destruction accidentelle de son piège.

La construction de ce piège exige un travail spécialisé qui ne peut être fourni que par un organe adapté à cette tâche. Celui-ci est formé par les trois segments thoraciques qui, aplatis dorso-ventralement et munis de touffes de soies sur leurs côtés, peuvent de plus s'animer d'un mouvement rotatoire approprié. La capsule céphalique, très petite et encastrée dans le prothorax, ne prend aucune part active à cette action.

1. *Capture de la proie.*

L'adaptation biologique de la larve de *Vermileo vermileo*, qui attend immobile au fond de son piège qu'un animal s'y précipite, lui enlève toute possibilité de chasse active. En effet, couchée sur le dos au fond de son puits, elle attend sa victime. Le contact avec celle-ci déclenche un brusque mouvement de la partie antérieure de son corps qui s'enroule autour de la proie et la tient solidement. La capture n'est pas toujours facile ; une vraie lutte s'engage entre la larve qui répète sans arrêt les mêmes mouvements de son extrémité antérieure et la proie qui essaie de fuir. Cette dernière y parvient parfois si les parois du piège sont solidifiées par l'humidité ou si sa grande taille ne permet pas à la larve de la retenir. Ce moyen de chasse oblige la larve de *Vermileo* à se plier à deux contraintes :

a) Ne montrer aucune spécialisation alimentaire qui l'amènerait à rejeter des animaux tombés au hasard dans son piège. Il pourrait en résulter une impossibilité d'assurer un approvisionnement suffisant en espèces désirées.

Source : MNHN, Paris

b) Etre capable de sucer des victimes de toutes tailles, même les plus petites. Pour répondre à ce besoin, elle est munie d'un appareil buccal extrêmement petit par rapport à sa taille, ce qui lui permet la succion de très petits animaux (Microhyménoptères, etc...).

La proie capturée, les pièces buccales entrent en jeu pour en assurer la succion. La position de la capsule céphalique, dont l'axe forme un angle avec l'axe longitudinal du corps, permet à l'appareil buccal de se trouver en face de la victime capturée.

2. *Aspiration de la proie.*

La larve cherche sur le corps de sa proie un endroit moins résistant pour la perforation ; c'est en général une membrane intersegmentaire qui s'offre pour cette opération. A ce moment, les maxilles s'abaissent sous l'action des muscles adducteurs et laissent libres les pointes des crochets mandibulaires (Fig. 34). On a vu plus haut que les crochets ne sont pas protégés par une gaine maxillaire comme c'est le cas chez *Chrysopilus auratus* et *Rhagio scolopaceus* ; néanmoins, leurs pointes s'appuient

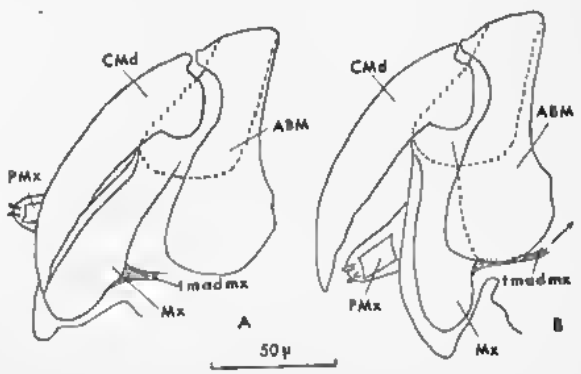


Fig. 34. — *V. vermileo.* Deux positions de la lacinia. A : Position de repos. B : Position pendant la perforation du tégument de la proie.

sur les lacinias de telle façon qu'ils ne peuvent « mordre » que si ces dernières sont baissées. Les lacinias abaissées, les deux crochets entrent en action et, avec des mouvements appropriés, arrivent à perforer le tégument de la proie. Le labre, les complexes mandibulo-maxillaires et le labium entrent par la même blessure dans le corps de la victime si la taille de cette dernière le permet. La secrétion très abondante de la salive provoque tout d'abord une paralysie de l'animal et ensuite une liquéfaction des tissus qui peuvent être ainsi aspirés par la larve. La succion de la nourriture se passe d'une façon similaire à celle de *Chrysopilus auratus*. Le labre, très mince, permet aux deux crochets mandibulaires

Source : MNHN, Paris

de s'approcher et de former un tube par leurs parties antérieures. Ce tube se prolonge en arrière en se scindant en deux, le labre jouant le rôle d'une cloison, et aboutit au-dessus du creux de l'hypopharynx. Les liquides nourriciers passant par ce tube parviennent dans la cavité, dont l'hypopharynx forme le plancher, pour se diriger ensuite dans le cibarium-pharynx.

La fonction de chaque pièce buccale est analogue dans l'ensemble à celle des pièces correspondantes de la larve de *Chrysopilus*. Toutefois, les crochets mandibulaires n'ont pas le rôle d'un organe de préhension comme chez les larves des espèces précédemment étudiées. Ils servent ici à perforer le tégument de la proie et contribuent à l'absorption de la nourriture. A ce fait sont liées leur finesse et leur faiblesse plus grandes et également la nécessité majeure pour l'animal de se nourrir de proies minuscules.

Le mouvement des complexes mandibulo-maxillaires reste toujours vertical et parallèle au plan sagittal.

Remarque.

Grâce à l'amabilité du Dr A. M. Hemmingsen, j'ai pu examiner quelques larves de *Lampromyia canariensis* Macq. Il existe une très grande ressemblance entre la tête de cette larve et celle de *Vermileo vermileo*.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE I

COMPARAISON DE LA TÊTE ET DES PIÈCES BUCCALES DES TROIS TYPES ÉTUDIÉS

Des précédentes descriptions il ressort une certaine ressemblance de la tête des espèces étudiées. Elle est, chez les trois types, rétractée dans le prothorax et, sauf pour *Vermileo*, orientée dans la direction du grand axe du corps.

Chez cette dernière espèce, un plus grand développement de la partie dorsale du prothorax, suivi d'une réduction de la partie correspondante ventrale, a provoqué une obliquité de l'axe longitudinal de la tête par rapport à celui du corps. Ainsi ces deux axes forment un angle de 30 à 40° environ. Cette disposition permet aux pièces buccales de se trouver en face de la proie lors de sa capture.

La taille de la tête est différente chez les diverses espèces en valeur absolue et par rapport à la longueur du corps. La signification de ce fait est examinée plus loin.

I. CAPSULE CÉPHALIQUE

Elle est très homogène chez les *Rhagionidae*. Elle présente cependant des différences de forme et de couleur susceptibles d'être utilisées pour la distinction des genres *(Rhagio, Chrysopilus)* ou des espèces, en particulier chez *Rhagio*.

a) Plaque dorsale

C'est elle qui, par sa forme et sa taille, donne un aspect particulier à la tête des différents genres de la famille. Ovoïde et d'une taille moyenne chez *Chrysopilus* (Pl. I, 6), elle devient presque triangulaire chez les deux autres genres ; sa grande base est dirigée vers l'arrière chez *Vermileo* (Fig. 25) et vers l'avant chez *Rhagio* (Pl. VIII, 43). Chez cette dernière espèce, elle présente en plus des particularités intéressantes :

1) sa partie postérieure est réduite par la présence de deux échancrures latérales ;

2) ses bords latéraux fortement sclérotisés, beaucoup plus individualisés que chez les autres espèces (Pl. IX, 18, 51), rappellent les bâtonnets

Source : MNHN, Paris

métacéphaliques des *Erinnidae* et des *Empidiformia*, dont ils pourraient expliquer l'origine ;

3) un sillon médian parcourt la moitié postérieure de la plaque dorsale. A ce sillon correspond une crête interne bien développée (Pl. IX, 48). On serait tenté d'interpréter cette sulcature comme la suture coronaire, mais cette vue ne semble pas acceptable pour les raisons suivantes : la suture coronaire, comme l'ont prouvé Du Porte (1957) et Snodgrass (1947) n'est pas une vraie suture, au sens d'une ligne d'union de deux centres de sclérotisation séparés, mais une suture de déhiscence. Or, chez *Rhagio*, il n'existe pas de telles sutures, la plaque dorsale restant entière sur l'exuvie après la mue. De plus la forte crête interne existant ici manque généralement à une véritable suture coronaire. Cette suture fait également défaut chez les larves des Brachycères dont la tête a été étudiée *(Tabanidae, Stratiomyidae, Therevidae)*. Il semble donc que cette sulcature n'a pas une valeur morphologique générale, mais constitue simplement la trace d'une crête interne destinée à renforcer la paroi crânienne affaiblie à cet endroit par les deux échancrures latérales. Chez *Chrysopilus* et *Vermileo* les bords latéraux se prolongent en arrière tout autour de la plaque dorsale et forment ainsi un cadre qui renforce cette partie. Chez *Vermileo*, le bord postérieur de la plaque dorsale est très long et par conséquent serait moins résistant. Un épaississement dorsal externe lui assure un renforcement (Pl. XV, 81, E P D).

Le terme de « plaque dorsale » est ici utilisé pour des raisons descriptives. Sa signification morphologique n'est pas claire. La réduction du crâne et sa rétraction dans le prothorax ont eu probablement pour conséquence la perte d'organes comme les yeux. Des régions entières ont ainsi disparu ou se sont fusionnées de telle sorte qu'une extrême homogénéité (simplification) en a résulté. Les sutures, ces repères précieux malgré toutes les réserves qu'on peut formuler à cause de leur instabilité, manquent presque totalement ici. En effet, aucune vraie suture n'existe en dehors de la labro-clypéale, elle-même peu marquée. Si on accepte avec Chaudonneret (1951), comme il nous paraît logique de le faire, que les traces des phragmes paraclypéaux sont les sutures fronto-génales au sens de Du Porte, on peut déterminer trois aires crâniennes distinctes : une plaque médio-dorsale faisant suite au labre vers l'arrière, limitée de chaque côté par une suture fronto-génale, et deux plaques latérales limitées dorsalement par les mêmes sutures.

La plaque médio-dorsale occupe la majeure partie de la face dorsale du crâne. Elle est généralement considérée comme représentant un fronto-clypéus. Il n'existe cependant pas un accord général sur ce point. Cook (1944) ne voit là qu'un « clypéus », tandis que Anthon (1943) la considère comme le frons. Ce grand sclérite ne porte aucune indication externe permettant d'en délimiter les diverses régions. Sur le côté interne se trouvent les origines des muscles cibariaux en avant et pharyngiens sur les parties moyennes et postérieures. Il s'agit donc bien d'un fronto-clypéus.

Les plaques latérales représentent les joues (gênes). Elles sont plus ou

Source : MNHN, Paris

moins bien séparées en avant, où elles sont généralement plus larges, par le fronto-clypéus, mais elles se confondent avec lui en arrière.

b) Antennes

Bien développées et nettement biarticulées chez *Chrysopilus* (Fig. 2) elles se réduisent à deux boutons minuscules chez *Vermileo* (Fig. 24). Celles de *Rhagio* (Fig. 15) sont suffisamment développées, mais uniarticulées. Aucun muscle ne leur est associé comme c'est le cas, seul cas chez les Brachycères, chez les *Tabanidae*. Les antennes ne semblent donc pas suivre une règle quelconque. Elles sont d'ailleurs de taille différente chez des genres voisins et cela est vrai pour tous les Brachycères.

c) Champ d'épines

Cette extraordinaire structure est commune chez les *Tabanidae* et *Rhagionidae* à l'exception des *Vermileoninae*. Comme il a déjà été dit, il n'est pas possible de l'homologuer avec aucune structure déjà connue. Au contraire, son rôle dans la progression de la larve dans le sol est clair et relativement important. Chez *Rhagio*, les épines en question sont plus grandes que celles de *Chrysopilus*. Ce fait peut être en relation avec la plus grande agilité des larves de *Rhagio*. Le champ d'épines ne possède pas de muscles propres, il est mû par les mouvements de la mandibule.

d) Plaques verticales

La structure désignée par ce nom représente les phragmes paraclypéaux. La formation des phragmes est très commune chez les Diptères. Chez les *Rhagionidae* leur homologation n'est pas facilitée par l'absence des sutures. Chez les autres Brachycères (*Tabanidae*, *Therevidae*, *Stratiomyiidae*), la présence de ces dernières a permis de les homologuer aux phragmes paraclypéaux. Il n'y a aucune raison pour qu'il n'en soit pas de même chez les *Rhagionidae*, leur position, leur développement et leur fonction ne laissant pas de doutes. Quoi qu'il en soit, les phragmes forment un endosquelette dans le crâne des larves. En effet, le plancher sclérotisé du cibarium-pharynx, ainsi que les bâtonnets tentoriaux, se fixent sur eux et l'articulation antérieure de la mandibule s'y localise.

Chez *Rhagio*, sur les bords ventraux des phragmes, une partie différenciée se distingue par un léger sillon (Pl. VII, 34). Sur leur bord postérieur se forme une niche dans laquelle vient se loger l'extrémité antérieure du bâtonnet tentorial. Mais ces deux formations ne font pas corps, seule une membrane les unit. Chez *Chrysopilus* et *Vermileo*, cette partie différenciée n'existe pas. Les bâtonnets tentoriaux ne sont pas unis aux phragmes par l'intermédiaire de membranes, mais donnent l'impression de faire corps avec eux (Fig. 4, 25). Cela laisserait supposer que les phragmes

Source : MNHN, Paris

sont des expansions du tentorium plutôt que des structures naissant directement de la capsule crânienne. Mais l'exemple de *Rhagio* ne permet pas une telle vue.

La base des phragmes, décelée à l'extérieur par une trace, est droite et de longueur différente chez les trois types ; elle est plus longue chez *Vermileo* et plus courte chez *Chrysopilus*.

Le développement important des phragmes paraclypéaux a permis la migration de l'articulation antérieure de la mandibule en profondeur dans la tête. Cette migration a provoqué le changement du plan de mouvement de cette pièce buccale. Tant que ces articulations se trouvaient sur le crâne, elle ne pouvait se mouvoir qu'horizontalement ou tout au plus de biais. Chez les Brachycères elle se meut verticalement. Ce changement entraîne des conséquences d'ordre biologique que nous examinerons plus loin.

e) Bâtonnets tentoriaux

Ils sont au nombre de deux et représentent les branches antérieures du tentorium. Ils sont bien développés et parcourent la capsule céphalique, des phragmes paraclypéaux jusqu'à son bord postérieur. Aucune trace des branches postérieures n'existe.

Sur leur extrémité postérieure se présente une expansion qui prend une forme particulière à chaque type étudié.

Chez *Rhagio* cette expansion est très grande, moins sclérotisée que la branche du tentorium elle-même et en forme de croissant (Pl. VII, 34; XI, 62) Elle est à angle aigu avec le plan vertical et son bord supérieur s'éloigne du bord de la plaque dorsale.

Chez *Chrysopilus*, cette expansion est peu marquée (Fig. 4). Les bâtonnets tentoriaux s'élargissent au niveau du ganglion frontal, sur le plan horizontal. Un peu plus en arrière, ils se courbent vers le milieu où ils s'unissent (Pl. III, 18). Cette dernière partie est peu sclérotisée.

Chez *Vermileo*, cette structure est encore plus compliquée. Les bâtonnets tentoriaux se courbant vers le milieu s'y unissent comme chez *Chrysopilus*, mais ils émettent sur leur face supérieure une tige qui vient s'appuyer sur le bord de la plaque dorsale (Fig. 33 ; Pl. XIV, 73).

Le développement des liaisons (phragmes secondaires) entre le tentorium et la plaque dorsale est fréquent chez les Brachycères. Mais l'union des deux bâtonnets tentoriaux est un fait constaté seulement chez les *Rhagionidae*. Les variations du tentorium chez les divers groupes des larves de Diptères sont capricieuses, à tel point qu'on ne peut pas saisir leur vraie signification. Il paraît logique de penser qu'il s'agit ici d'un développement secondaire, tout à fait comparable à celui des phragmes secondaires présents chez les *Tabanidae*, *Stratiomyiidae*, etc... Son rôle reste toujours double : d'une part élargir la surface d'insertion des muscles, d'autre part augmenter la solidité du système. Les auteurs n'envisagent pas ce problème, n'ayant pas étudié des espèces présentant cette confluence des bâtonnets tentoriaux ou la passant sous silence.

Source : MNHN, Paris

Sur les bâtonnets tentoriaux prennent leur origine les puissants muscles adducteurs de la mandibule ainsi que les muscles hypopharyngiens (Fig. 9, 20, 33). Chez *Rhagio* et *Chrysopilus*, une branche du muscle abducteur mandibulaire en part également.

II. PIÈCES BUCCALES

L'appareil buccal des larves des Brachycères, tout comme leur capsule céphalique, a subi de profondes modifications. Chez les *Rhagionidae*, les diverses transformations de ces parties ont abouti à la réalisation d'un ensemble coordonné du point de vue fonctionnel. Le régime alimentaire commun des larves étudiées a donné à leur appareil buccal des caractéristiques communes. Les composants de cet appareil ont suivi le même sens de transformation.

a) Labre et Epipharynx

Le labre typique d'un Insecte du type généralisé est un organe plat, suspendu au clypéus et libre d'effectuer de légers mouvements. Celui des larves des *Rhagionidae* est totalement différent. Il est cunéiforme en coupe transversale, effilé en avant et solidement attaché au clypéus, ce qui lui interdit tout mouvement.

Le mode particulier d'aspiration des liquides nourriciers des larves de *Chrysopilus* et *Vermileo* est réalisé grâce à l'extrême finesse du labre sur sa partie antéro-ventrale (Fig. 26, 27 ; Pl. VIII, 40, 41). Chez *Rhagio*, le labre est plus large et présente une paroi épipharyngienne bien développée (Pl. VIII, 46, 47). Le labre de tous les *Rhagionidae* étudiés est garni de nombreux éléments sensoriels.

Chez *Rhagio* et *Chrysopilus*, il porte en avant des dents très fortement sclérotisées qui aident à la progression de la larve dans le sol. Ces dents sont remplacées chez *Vermileo* par de courtes épines, lait probablement lié au milieu friable (sable) dans lequel vivent les larves de ce genre.

La suture labro-clypéale existe, plus ou moins marquée, chez les trois types. Un muscle labral présent chez *Chrysopilus* et *Rhagio* fait défaut chez *Vermileo*.

b) Cibarium et Pharynx

Par la sclérotisation du plancher du cibarium-pharynx, les larves des Brachycères ont réalisé une pompe aspirante très puissante. Snodgrass (1947) a montré que cette pompe représente le cibarium. La longueur, la largeur ainsi que le nombre des muscles dilatateurs de cette structure varient chez les trois types étudiés (Fig. 4, 16, 28).

Il existe aussi, entre les trois types, une différence de développement de la zone intermédiaire entre le cibarium-pharynx et l'œsophage : très

Source : MNHN, Paris

courte et à peine caractérisée chez *Chrysopilus*, cette zone est bien individualisée et bien développée chez *Vermileo*; celle de *Rhagio* réalise une étape intermédiaire. Cette structure n'a été décrite jusqu'ici chez aucun autre Brachycère Orthorrhaphe.

Au moment de la mue, la partie sclérotisée du cibarium-pharynx reste intacte, tout comme le tentorium et la capsule céphalique.

c) Labium. Hypopharynx. Salivarium

Le labium des larves des *Rhagionidae* est très réduit comme c'est la règle chez les larves des Diptères. Il a la même conformation chez les trois types étudiés : déprimé latéralement, il est parcouru par un sclérite qui soutient le salivarium (Fig. 17, 29 ; Pl. 1, 7, 8). Les palpes des trois espèces sont inégalement développés ; grands et bien séparés l'un de l'autre chez *Rhagio*, ils sont unis en un organe impair chez *Chrysopilus*; ceux de *Vermileo*, plus réduits encore, sont difficilement discernables autrement qu'en coupe.

Le labium de *C. auratus* présente une formation singulière entre l'ouverture du cibarium et les palpes (Fig. 5, Lo Lb). Aucune trace de cette formation n'existe chez les autres genres. Sa signification fonctionnelle et morphologique n'est pas claire. Il est possible qu'elle serve au nettoyage des cannelures des crochets mandibulaires qui la touchent au terme de leurs mouvements d'adduction.

L'hypopharynx de tous les types est fortement sclérotisé et apparaît comme un prolongement antérieur du plancher du cibarium-pharynx. Celui de *Rhagio* possède sur chacun de ses bords latéraux une rangée de 9-10 petites dents (Fig. 17) qui manquent chez *Chrysopilus* et *Vermileo*. L'hypopharynx de ce dernier est dépourvu de la paire de muscles hypopharyngiens qui existent chez les deux autres espèces ; par conséquent il ne peut pas effectuer les légers mouvements que l'hypopharynx de *Chrysopilus* et de *Rhagio* peut exécuter.

La constitution du salivarium et de la pompe salivaire est semblable chez les trois genres étudiés. On peut cependant déceler plusieurs différences dans les détails. La plus importante de ces différences est celle qui concerne l'insertion du muscle actionnant la pompe salivaire. En effet, cette insertion s'effectue chez *Vermileo* sur une large partie du salivarium.

d) Complexe mandibulo-maxillaire

De tous les constituants céphaliques ce complexe a été certainement le plus profondément modifié, comme la description des trois types étudiés l'a montré.

Du point de vue anatomique, les complexes mandibulo-maxillaires des *Rhagionidae* peuvent se distinguer en deux groupes. Le premier

Source : MNHN, Paris

comprend *Chrysopilus* et *Rhagio*, le deuxième *Vermileo*. La différence affecte surtout la maxille. Dans le premier groupe, elle est plus développée, surtout dans ses parties distales, galéa et lacinia (Fig. 7, 19). La maxille de *Vermileo*, au contraire, est réduite à un seul sclérite et à un palpe uniarticulé (Fig. 32).

Cette dissemblance peut être mise en corrélation avec le mode de vie de l'animal. La larve de *Chrysopilus* et celle de *Rhagio*, vivant dans le sol humide, sont en recherche continuelle de leur nourriture et des conditions hygrométriques qui leur conviennent le mieux. Dans l'accomplissement de cette tâche, les maxilles leur viennent en aide et leur permettent de se frayer un chemin tout en assurant la protection des crochets mandibulaires. La larve de *Vermileo* vivant dans le sable ou la poussière, et toujours dans des endroits protégés, ne se déplace que très rarement. Dans le même ordre d'idées, il faut ajouter encore l'absence de champs d'épines chez *Vermileo*.

Si on envisage le complexe mandibulo-maxillaire du point de vue fonctionnel, les trois types se distinguent en deux groupes, mais cette fois, l'un des groupes comprend les larves de *Rhagio* et l'autre celles de *Chrysopilus* et de *Vermileo*. Comme il a été indiqué aux chapitres concernant le fonctionnement des pièces buccales, chez *Rhagio* l'aspiration s'effectue d'une façon relativement simple, sans le concours du tube formé par les crochets mandibulaires. Chez les larves de *Chrysopilus* et de *Vermileo* se réalise un nouveau type d'aspiration des liquides nourriciers décrit en détail. La signification de ce dernier type d'aspiration n'est pas claire. Dans le cas de *Vermileo*, la présence du tube mandibulaire permet à la larve de sucer sa proie tout en maintenant sa tête hors de celle-ci, et d'utiliser ainsi tous les animaux tombant dans son piège, même les plus petits.

Il sera question de ce problème au chapitre suivant.

En ce qui concerne la musculature du complexe mandibulo-maxillaire, elle est comparable dans ses lignes générales chez les trois espèces. Le muscle adducteur maxillaire est simple et en position identique chez tous les animaux étudiés. L'abducteur mandibulaire, simple chez *V. vermileo*, a deux branches chez *C. auratus* et quatre chez *R. scolopaceus*. Le nombre des faisceaux musculaires de l'adducteur mandibulaire n'est pas égal chez les espèces étudiées : cinq chez *Rhagio* et six chez *Chrysopilus* et *Vermileo*. Le muscle hypopharyngien fait défaut à ce dernier genre.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

RAPPORT ENTRE LA TAILLE DE LA TÊTE ET LE MODE DE VIE DES LARVES

La taille relative de la capsule céphalique des larves des *Rhagionidae*, comme il ressort de l'analyse des trois types ici étudiés, est très variable. A la tête de *Rhagio*, de dimensions considérables, s'oppose la tête minuscule de *Vermileo*. Le contraste des longueurs des larves entières n'est pas du même ordre.

Afin de mieux mettre en évidence ce phénomène, des mesures de la longueur du corps (A) et de la capsule céphalique (B) des trois espèces ont été faites. Les mesures des larves entières, en vue de calculer la moyenne de la longueur du corps, concernent un nombre de 10 à 16 individus du dernier stade. Celles qui concernent la capsule céphalique ont été effectuées sur un plus grand nombre d'exemplaires, surtout pour *Vermileo*. Les résultats sont rassemblés dans le tableau suivant.

TABLEAU I

	Rhagio	*Chrysopilus*	*Vermileo*
A (en mm)	22,2	15,5	13,1
B (en mm)	2,1	1,4	0,7
A/B	10,6	11,2	19,8

On voit ainsi que la tête de *Vermileo vermileo* est deux fois plus petite que celle de *Rhagio scolopaceus* proportionnellement à la longueur du corps. La tête de *Chrysopilus auratus* occupe une place intermédiaire, très près de celle de *Rhagio*.

La signification de ce fait ne peut être comprise que si l'on considère le mode de vie de ces animaux. Dans les chapitres concernant la biologie des larves, des détails ont été donnés sur ce point. Nous reprenons ici les faits essentiels dans le but de résoudre le problème que pose le développement inégal de la taille de la tête des larves des *Rhagionidae*.

Les larves de *Rhagio scolopaceus* vivent dans la terre très humide ou dans les couches de feuilles mortes. Elles sont en déplacement continuel à la recherche de leur nourriture et des conditions hygrométriques convenables.

Source : MNHN, Paris

Les larves de *Chrysopilus auratus* vivent essentiellement dans les mêmes biotopes que l'espèce précédente, sauf toutefois dans les couches de feuilles mortes. Il faut cependant signaler deux différences entre ces deux espèces :

A. *Rhagio scolopaceus* cherche des endroits plus humides que *Chrysopilus auratus*. Des expériences ont montré que cette dernière espèce résiste beaucoup plus à la sécheresse.

B. *Chrysopilus auratus* se déplace beaucoup moins que *Rhagio scolopaceus* qui est une espèce très agile.

Si l'on met dans un récipient vide des larves des deux espèces, il est facile de constater que celles de *Rhagio scolopaceus* sont plus agiles. Pour vérifier ces différences dans les conditions voisines du milieu naturel, l'expérience suivante a été effectuée. Des larves des deux espèces ont été mises isolément dans des récipients de verre identiques, remplis de sable humide. Des précautions ont été prises afin que les conditions soient les même pour toutes les larves. 16 ou 24 heures plus tard, une estimation des galeries visibles à travers les parois et, autant que possible, dans la masse du sable, a été effectuée. Malheureusement des difficultés s'opposent à une mesure significative de la longueur de ces galeries. De très nombreuses observations montrent cependant que la longueur des galeries creusées par les larves de *Rhagio scopolaceus*, dans un même espace de temps, est nettement supérieure à celle des galeries creusées par *Chrysopilus auratus*.

Les larves de *Vermileo vermileo* construisent, à l'abri des intempéries, leurs entonnoirs-pièges dans la poussière et le sable où elles vivent immobiles à l'affût de leur proie ; elles ne se déplacent que rarement, en cas de destruction de leur piège.

Des faits exposés ci-dessus, il ressort que : *a*) des animaux agiles et très mobiles comme *Rhagio scolopaceus* disposent d'une tête grande par rapport à leur corps ; *b*) *Chrysopilus auratus*, animal moins agile et moins mobile que le précédent a une tête proportionnellement plus petite ; *c*) *Vermileo vermileo* qui ne se déplace que très peu, possède une tête plus petite encore.

On peut donner à ce fait l'explication biologique suivante : un animal très mobile peut chasser activement les proies dont la capture satisfait ses besoins alimentaires. C'est le cas de *Rhagio scolopaceus*, dont la tâche est facilitée du fait qu'il vit dans les couches de feuilles mortes et la terre très humide, milieux dans lesquels il lui est facile de se frayer un chemin. *Chrysopilus auratus*, animal moins mobile et, de plus, vivant dans la terre moins humide et par conséquent plus difficilement pénétrable, est obligé de se contenter d'animaux plus petits. *Vermileo vermileo*, à un plus grand degré encore, doit obligatoirement tirer parti de tout animal, si petit soit-il, qui tombe dans son entonnoir-piège.

La réduction de la tête chez les larves de *Chrysopilus* et de *Vermileo* est accompagnée d'un changement de la forme de la capsule céphalique. Afin de mettre plus nettement en relief ce changement, nous avons effectué les mesures de la largeur de la capsule céphalique en deux régions :

Source : MNHN, Paris

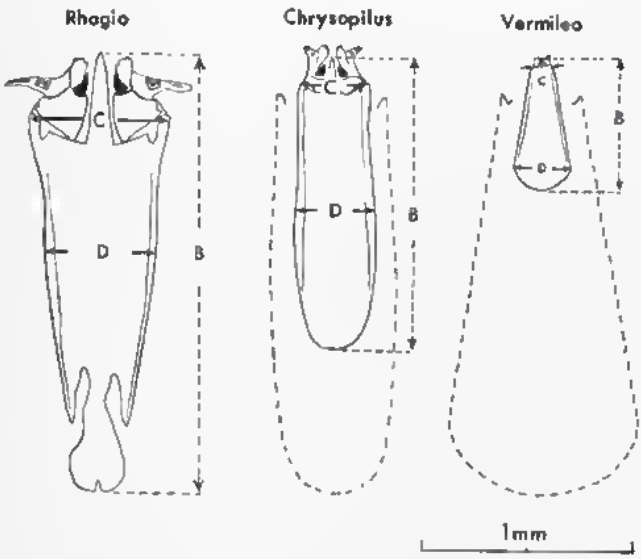


Fig. 35. — Capsules céphaliques des trois espèces étudiées. En pointillé, celles de *C. auratus* et *V. vermileo* rapportées à la longueur de celle de *R. scolopaceus* (B : Longueur. C : Largeur au niveau de l'articulation externe de la mandibule. D : Largeur maximale de la plaque dorsale).

au niveau de l'articulation externe de la mandibule (C), et au niveau de la plus grande largeur de la plaque dorsale (D). Les résultats sont résumés dans le tableau suivant où figurent également les longueurs de la capsule céphalique (B). Ce tableau (Tableau II) complété par la Figure 35 donne une image précise des trois types de la forme de la capsule céphalique chez les *Rhagionidae*. Chez *Rhagio* elle est triangulaire, sa partie étroite en arrière, chez *Chrysopilus*, elle est parallélépipédique, tandis que chez *Vermileo* elle redevient triangulaire mais, cette fois, sa partie étroite située en avant.

TABLEAU II

	Rhagio scolopaceus	*Chrysopilus auratus*	*Vermileo vermileo*
B (en mm)	2,1	1,4	0,7
C (en mm)	0,7	0,3	0,1
D (en mm)	0,5	0,4	0,3
B/C	3,1	4,0	5,7
B/D	3,8	3,5	2,4
C/D	1,2	0,9	0,4

Source : MNHN, Paris

Ainsi, la diminution de la longueur de la capsule céphalique est accompagnée d'un élargissement de sa partie postérieure, tandis que la partie antérieure devient de plus en plus étroite (C/D = 1,2 pour *Rhagio*, 0,9 pour *Chrysopilus* 0,4 pour *Vermileo*).

L'élargissement de la partie postérieure de la capsule céphalique a une grande importance puisqu'il assure la réalisation de l'espace nécessaire à l'insertion des muscles des pièces buccales.

L'acquisition du mode de succion particulier aux larves de *Chrysopilus* et de *Vermileo* ajoute aux possibilités apportées par la réduction de leur capsule céphalique et l'amincissement de la partie antérieure de cette dernière. En effet, elle a permis à ces larves de sucer leur proie en faisant pénétrer les deux crochets mandibulaires seuls dans le corps de cette dernière. Ainsi peuvent-elles s'alimenter aux dépens d'animaux beaucoup plus petits que les proies de la larve de *Rhagio*.

CONCLUSIONS

A. BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE LARVAIRES

Des observations faites sur les larves de *Chrysopilus auratus*, *Rhagio scolopaceus* et *Vermileo vermileo* sur le terrain et en élevage ont apporté les précisions suivantes :

Les larves des deux premières espèces peuvent vivre en des lieux périodiquement submergés par les eaux. Leur résistance à l'asphyxie par submersion est très grande ; d'après des expériences au laboratoire, elles peuvent survivre sous l'eau plus de 48 heures.

La sécheresse est néfaste pour *C. auratus* et *R. scolopaceus*, la dernière espèce étant beaucoup plus sensible que la première. Au contraire, *V. vermileo* ne se rencontre que dans des endroits secs, protégés de la pluie.

La larve de *R. scolopaceus* s'accommode bien des couches de feuilles mortes, mais ne se nourrit pas de matières végétales ; elle chasse des larves d'Insectes ou des Oligochètes qui sont abondantes dans ce biotope. La larve de *C. auratus* n'a jamais été rencontrée dans la masse même d'une couche de feuilles mortes.

Le cycle biologique ne paraît pas de la même durée chez les deux espèces. Il semble que deux années soient nécessaires à l'évolution de *C. auratus*, tandis qu'une année serait suffisante à celle de *R. scolopaceus*.

Des expériences ont montré que la salive de la larve de *C. auratus* a un effet paralysant sur la proie capturée. Il semble qu'il en est de même pour les autres espèces.

Source : MNHN, Paris

B. ANATOMIE - MORPHOLOGIE

1. Capsule céphalique

L'etude de la capsule céphalique de trois types des *Rhagionidae* montre une homogénéité de structure de la tête larvaire de la famille. Le crâne, réduit à une plaque dorsale, est dépourvu de vraies sutures exceptées la labro-clypéale et les traces des phragmes paraclypéaux considérées ici comme représentant les sutures fronto-gênales. En fonction de ces dernières sutures, le crâne se divise en trois parties : une partie médiane ou fronto-clypéus et deux parties latérales ou joues (gênes).

La sulcature médio-postérieure de la plaque dorsale de *R. scolopaceus* ne représente pas la suture coronaire, mais une formation secondaire destinée à renforcer, par sa crête interne, cette région du crâne.

Les bords latéraux de la plaque dorsale, renforcés et particulièrement individualisés chez *R. scolopaceus*, sont interprétés comme homologues des bâtonnets métacéphaliques des *Erinnidae* et des *Empidiformia*.

Un développement inégal des antennes a été mis en évidence ; ce fait est fréquent chez les Brachycères.

Le champ d'épines intercalé entre la mandibule et le bord antérieur de la plaque céphalique manque chez les *Vermileoninae;* ce fait confirme le caractère adaptatif de cette structure chez les *Rhagioninae-Chrysopilinae*.

La réduction de la capsule céphalique est compensée par un grand développement des phragmes et du tentorium. Les premiers ont une forme particulière dans chaque espèce étudiée ici. Ceux de *Rhagio scolopaceus* ont un grand intérêt parce qu'ils montrent que les phragmes sont des formations crâniennes plutôt que tentoriales. En effet, chez *Chrysopilus* l'union des phragmes et des bâtonnets tentoriaux est telle qu'on pourrait supposer que les premiers résultent d'une expansion des seconds. Cook (1949), envisageant le problème chez *Tabanus (Tabanidae), Odontomyia (Stratiomyiidae)* et chez les *Therevidae*, conclut que l'origine des pbragmes chez les Brachycères est quelque peu incertaine. Le cas de *Rhagio*, analysé ici, contribue à lever certains doutes.

Les bâtonnets tentoriaux affectent en leur partie postérieure des formes très variées. Ces structures, décrites pour la première fois dans le présent travail, augmentent la surface d'attache des muscles. Les bâtonnets seuls, dépourvus de leurs expansions postérieures, n'auraient pu compenser la réduction du crâne.

2. Pièces buccales

Les larves des *Rhagionidae* présentent deux types d'appareil suceur. Le premier, réalisé chez *R. scolopaceus*, permet le passage des liquides nourriciers par la cavité préorale vers le cibarium-pharynx transformé en pompe aspirante.

Source : MNHN, Paris

Le deuxième type avait été sommairement décrit par SCHREMMER (1951) chez *Chrysopilus* sp. *(auratus ?)*. Une étude détaillée de l'anatomie et du fonctionnement des pièces buccales de la larve de *C. auratus* m'a permis de mettre en évidence les modifications de ces pièces buccales corrélatives de la réalisation de ce type de succion par un tube aspirateur formé par l'accolement des deux crochets mandibulaires.

Chez *Vermileo*, l'analyse de l'anatomie et du fonctionnement des pièces buccales révèle un type de succion analogue à celui de la larve de *C. auratus*.

Le labre, de forme générale semblable chez les trois espèces, concourt, par un certain nombre de changements de détail, à la formation de l'appareil suceur particulier de *C. auratus* et de *V. vermileo*. Le rôle de chacune de ses particularités structurales (dents, peigne, sclérite épipharyngien, etc...) a été analysé.

Le cibarium-pharynx, union de deux cavités distinctes à l'origine, en raison de la sclérotisation de son plancher commun constitue une pompe aspirante très puissante. La partie sclérotisée est sensiblement de même conformation chez toutes les espèces étudiées, mais sa musculature, étudiée ici pour la première fois, varie d'un genre à l'autre. Fait remarquable, les muscles pharyngiens dilatateurs manquent chez *Chrysopilus*.

J'ai pu observer la différenciation d'une zone intermédiaire entre le cibarium-pharynx et l'œsophage, zone d'un développement inégal chez les trois espèces et qui représente vraisemblablement un vestige du pharynx primitif.

Le labium chez tous les *Rhagionidae* se réduit au seul prémentum pour sa partie impaire ; les palpes labiaux sont inégalement développés suivant les espèces.

L'hypopharynx, sclérotisé chez toutes les espèces, est adapté au type de succion de chacune d'elles. Chez *Rhagio*, il constitue un vrai filtre qui empêche le passage de fragments de tissus. Chez *Chrysopilus* et *Vermileo*, quoique de forme différente dans l'un et l'autre de ces deux genres, il assure la même fonction ; il recueille les liquides à leur sortie des tubes formés par les crochets mandibulaires et le labre et les conduit vers la bouche fonctionnelle.

La mise en évidence de l'existence d'une paire de muscles hypopharyngiens a facilité la compréhension du fonctionnement de l'ensemble des pièces buccales.

Le complexe mandibulo-maxillaire constitue la principale pièce buccale des larves des *Rhagionidae*. Ses parties sclérotisées étaient plus ou moins connues, mais son rôle dans le fonctionnement de l'appareil buccal était obscur et sa musculature totalement inconnue. L'association étroite de la mandibule et de la maxille a permis à cette dernière, par l'intermédiaire de la lacinia, de jouer un rôle protecteur du crochet mandibulaire. En outre, la maxille prend appui sur ce dernier et contribue à la progression de la larve par sa galéa.

La maxille reste plutôt bien développée, surtout dans sa partie distale :

Source : MNHN, Paris

lacinia, galéa et stipes. De ses muscles, elle n'a gardé qu'un adducteur spécialisé au dégainage du crochet mandibulaire.

Les muscles mandibulaires comportent un nombre de faisceaux musculaires variables selon les espèces. Les origines de ces faisceaux sont distribuées sur la plaque dorsale et les expansions postérieures des bâtonnets tentoriaux ; ainsi les forces de traction se répartissent-elles sur une grande surface. Le transfert des origines de certains faisceaux de muscles mandibulaires du crâne aux bâtonnets tentoriaux est un fait remarquable observé chez les Insectes. Cook (1949) l'a signalé chez les *Stratiomyiidae* et *Therevidae;* il paraît donc relativement fréquent chez les Brachycères.

3. Taille relative de la tête

Une relation entre la taille de la tête et le mode de vie des larves a été mise en évidence. La larve de *R. scolopaceus*, dont la tête est grande, est très mobile et chasse activement les proies de grandes dimensions dont la capture satisfait ses besoins alimentaires. Par contre, la larve de *V. vermileo* immobile au fond de son entonnoir-piège, doit obligatoirement, tirer parti de tout animal, si petit soit-il, corrélativement elle possède une tête très petite. La larve de *C. auratus* réalise un état intermédiaire plus proche de celui de *R. scolopaceus* du point de vue mobilité et taille de la tête.

C. TAXINOMIE

La connaissance des formes immatures, œuf, larve, nymphe, des Insectes est d'une valeur incontestable. Ces formes ont souvent été utilisées, avec plus ou moins de bonheur, pour résoudre des problèmes de phylogénie.

Les larves des Holométaboles diffèrent des imagos correspondants par leur morphologie et leur biologie. Certains auteurs ont été conduits à affirmer que la phylogénie d'un groupe ne peut être déduite de la considération de caractères imaginaux, mais de celle de caractères larvaires (Hennig, 1948-1952).

Chez les Diptères, l'utilisation des caractères des formes immatures a été à la base de la division de l'ordre *(Orthorrhapha — Cyclorrhapha)*. Les auteurs modernes ont toutefois compris qu'il n'est pas toujours possible d'établir un système taxinomique valable pour les larves et les imagos à la fois. Hendel (1938, p. 1873), constatant que « les larves des Diptères ont leur propre phylogenèse », conclut que « un système naturel unique peut être construit seulement sur la morphologie etc... des imagos ». Il ne faut cependant pas oublier que le nombre de larves connues chez les Diptères (et également chez les autres Insectes) est très restreint, à l'exception de certains groupes particulièrement étudiés *(Culicidae, Tendipedidae, Agromyzidae)*. Ainsi le manque de données complètes sur les formes larvaires des Diptères est peut-être à l'origine d'affirmations du type de celle de Hendel.

Source : MNHN, Paris

La phase du développement des Insectes qui offre les caractères les plus importants pour la classification ne peut pas être choisie arbitrairement ou d'après des idées préconçues, mais définie dans un groupe donné en fonction des particularités de ce groupe.

La tête des larves a été considérée comme présentant des caractères phylétiques de grande valeur (Hinton, 1948). Les derniers segments abdominaux, ont aussi attiré l'attention d'auteurs qui, comme par exemple Maulik (1933), pensent que ces segments conserveraient des caractères plus typiques que la tête. Van Emden (1957) estime que des caractères phylogénétiques importants peuvent se trouver sur toutes les parties du corps.

Chez les *Rhagionidae*, le nombre des larves connues ne dépasse pas le dixième du nombre total des espèces décrites.

Basée sur les caractères, presque exclusivement des imagos, la taxinomie actuelle de la famille est plus ou moins satisfaisante. Cependant, la sous famille des *Vermileoninae* pose toujours un problème. Les imagos se rapprochent bien des autres *Rhagionidae* par plusieurs caractères, les épines des tibias antérieures mises à part ; ce dernier caractère a fait d'ailleurs, que des auteurs anciens rangent le genre *Vermileo* près des *Asilidae*. Au contraire, les larves des *Vermileoninae*, par leur mode de vie et leur morphologie externe très particuliers, s'éloignent des autres sous-familles.

La morphologie externe des larves des *Vermileoninae* ne doit pas être prise en considération quand on recherche les affinités de ce groupe. En effet, elle est due à l'adaptation de l'animal à son mode de vie très différent de celui des autres *Rhagionidae*.

La position des stigmates est peut-être plus significative, mais elle aussi porte les empreintes de l'adaptation. De façon similaire, les larves du genre *Atherix*, dépourvues de stigmates, ayant une respiration cutanée, manifestent de toute évidence une adaptation à une vie aquatique. Or, ce genre, par la morphologie des imagos, est placé à côté de *Rhagio*, dans la même sous-famille dont il n'est pas question de l'ôter.

La tête des larves des Diptères, un aperçu général de ses variations à l'intérieur de l'ordre le montre, tend à garder des caractères phylétiques remarquables. C'est donc dans la tête qu'il est plus indiqué de chercher les caractères qui permettront de situer les *Vermileoninae* par rapport aux autres *Rhagionidae*.

a) *La capsule céphalique* de la larve de *Vermileo* n'offre pas de particularités qui permettraient une conclusion. On peut cependant retenir la structure compliquée du tentorium chez cet Insecte. Cette structure est très différente de celle qui existe chez *Rhagio* mais plus proche de celle de *Chrysopilus*. Toutefois, la présence de branches supérieures qui touchent la plaque dorsale est un fait nouveau, particulier à *Vermileo*. Il faut y ajouter l'extrême réduction des antennes chez ce genre.

b) Les pièces buccales de *Vermileo* manifestent plusieurs particularités intéressantes.

Le labre est dépourvu des dents distales régulièrement présentes

Source : MNHN, Paris

chez les autres *Rhagionidae*. Le complexe mandibulo-maxillaire offre de son côté les caractères les plus remarquables qui éloignent *Vermileo* du groupe *Rhagio-Chrysopilus*.

Les crochets mandibulaires de *Vermileo*, par leur forme, presque celle d'une faucille, par leurs dents qui se prolongent par une crête jusqu'à l'arête dorsale, ainsi que par leur base renflée, s'éloignent des crochets de *Rhagio* et de *Chrysopilus*.

La maxille est aussi très différente comme il ressort de la description déjà donnée. Réduite à un seul sclérite, munie d'une papille sensorielle elle est proche de la maxille des *Asilidae (Dioctria)* et des *Dolichopodidae (Medeterus)* (d'après les descriptions de De Meijere, 1917, et Hennig, 1948-1952).

Le labium, très réduit chez *Vermileo*, est muni de palpes très courts et de soies bien développées. L'hypopharynx, par sa forme en Y, rappelle la pièce en V des *Empidiformia*. Le salivarium, par la sclérotisation de sa moitié basale et l'absence d'une pompe salivaire individualisée, montre des particularités évidentes. L'ensemble de ces trois organes, labium, hypopharynx, salivarium, fait penser plutôt aux *Empidiformia*, aussi étonnant que cela puisse paraître.

La musculature des pièces buccales de *Vermileo* est, dans l'ensemble, comparable à celle de *Rhagio* et *Chrysopilus*. Elle en diffère cependant par l'absence des muscles hypopharyngiens et du muscle labral.

De ce bref exposé, on peut conclure que la tête de *Vermileo*, tout en présentant certaines structures proches de celles de *Rhagio* et de *Chrysopilus*, surtout de celles de ce dernier, s'éloigne cependant de ces deux genres par d'autres structures.

Par la structure de ses maxilles, on l'a vu, *Vermileo* est même proche des *Asilidae*. Les ressemblances des complexes labium-hypopharynx-salivarium me paraissent plutôt, à l'état actuel de nos connaissances, sans grande signification phylogénétique. Peut-être une étude approfondie de ces organes chez les *Asilidae* et *Empididae* montrerait-elle une parenté plus étroite de ces groupes avec celui des *Vermileoninae*.

Il n'est cependant pas question de remanier actuellement la taxinomie de la famille des *Rhagionidae*. Ce remaniement pourra probablement être entrepris quand les larves d'autres sous-familles comme les *Arthroceratinae* seront connues et étudiées. Mais il est clair que les *Vermileoninae* constituent un groupe bien caractérisé. L'étude de la tête imaginale des *Rhagionidae*, qui est actuellement en cours, nous permettrait de réexaminer le problème.

Un fait est dès maintenant acquis, c'est que les *Rhagionidae* présentent des affinités d'une part par les *Rhagioninae* avec les *Tabanidae* et, d'autre part, par les *Vermileoninae* avec les *Asilidae* et *Empidiformia*.

Source : MNHN, Paris

EXPLICATION DES LETTRES COMMUNES A PLUSIEURS FIGURES

A : Antenne
A B M : Article basal de la mandibule,
A B M V ex : Article basal de la mandibule, volet externe.
A B M V In : Article basal de la mandibule, volet interne.
A D : Arête dorsale de l'article basal de la mandibule.
A Md : Apodème mandibulaire.
An : Anus.
Ap : Apophyse
A Sc : Appendice en scie.
Ar a : Articulation antérieure.
Ar p : Articulation postérieure.
A S : Aire striée.
B L : Bourrelet locomoteur.
B Pl D : Bord épaissi de la plaque dorsale.
C C : Capsule céphalique.
C C Md : Canal du crochet mandibulaire.
C e : Cerveau.
C E : Champ d'épines.
Clb-Ph : Clbarium-pharynx.
Cl : Clypéus.
C Md : Crochet mandibulaire.
Cr : Crête interne de la plaque dorsale.
C Lr : Crête labrale.
C S L : Crête supérieure latérale du labre.
C Sal : Canal salivaire.
C St : Champ stigmatique.
Ch : Chétule thoracique.
D Ga : Dents de la galéa.
D I : Disque imaginal.
D Lr : Denis du labre.
Em : Epines membraneuses du complexe mandibulo-maxillaire.
En : Epines.
Ep : Epipharynx.
E P D : Epaississement du bord postérieur de la plaque dorsale.
Ex Hy : Expansion de l'hypopharynx.
Ex p T : Expansion postérieure du tentorium.
F C : Fronto-clypéus.
F A : Foramen antennaire.
Ga : Galéa.
Ggl Fr : Ganglion frontal.
Ggl S : Ganglion sousœsophagien.
Hy : Hypopharynx.
J : Joue (Gène).
Lac : Lacinia.
Lb : Labium.
L C : Ligne courbe ventrale.
Lo Lb : Lobe charnu antérieur du labium.
Lo P : Lobe ventral du palpe maxillaire.
L P : Limite du prothorax.
Lr : Labre.
m ab md a, b, c, d : Muscle abducteur de la mandibule.
m ad md a, b, c, d, e, f : Muscle adducteur de la mandibule.
m ad mx : Muscle adducteur de la maxille.
m c c : Muscle de la capsule céphalique.
m clb : Muscles dilatateurs clbariaux.
m hy : Muscle hypopharyngien.
m lr : Muscle labral.
m ph : Muscle dilatateur du pharynx.
m ph cr : Muscle circulaire du pharynx.
m sal : Muscle de la pompe salivaire.
Md : Mandibule.
M I : Membrane intercalaire.
N : Nerf ou élément nerveux.
Oe : Oesophage.
O Sal : Orifice salivaire.
P A : Protubérance portant l'antenne.
Pg : Peigne du labre.
Ph : Pharynx.
P L : Protubérance antéro-ventrale du labre.
P Lb : Palpe labial.
Pl D : Plaque dorsale.
P Mx : Palpe maxillaire.
Pr P : Phragme paraclypéal.
Ps : Pseudopode.
P S : Papille sensorielle.
P Sal : Pompe salivaire.
R Hy : Rétrécissement de l'hypopharynx.
R I : Rainure inférieure.
R S : Rainure supérieure.
Rp : Repli dorsal du clbarium-pharynx.
Sal : Salivarium.
S Cl : Sole clypéale.
S Ep : Sclérite épipharyngien.
S F G : Suture front-gênale.
S Hy : Sclérite hypopharyngien.
S Lb : Sclérite labial.
S Lr : Suture labrale.
S M I : Soles de la membrane intercalaire.
S S : Soie sensorielle.
St : Stipes.
St a : Stigmate antérieur.
St p : Stigmate postérieur.
t : Tendon.
T : Tentorium.
T B S : Tentorium branche supérieure.
T B I : Tentorium branche inférieure.
Trc : Trachée.
T St : Trace de stigmate.
Z sc : Zone sclérotisée du bouchon du labre.

BIBL. du MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ANTHON (H.), 1943. — Der Kopfbau der Larven einiger nematoceren Dipterenfamilien : *Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae* und *Ptychopteridae. Spolia Zool. Mus. Hauniensis, Kopenhagen, 3*, 1.

BECKER (R.), 1910. — Zur Kenntniss der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. *Zool. Jahrb. Anat., 29*, 281.

BELING (Th.), 1875. — Beitrag zur Metamorphose zweiflügeliger Insekten. *Arch. Naturg., 41*, 31.

BEZZI (M.), 1926. — South African *Rhagionidae* in South African Museum. *Ann. South African Mus., 33*, 297.

BISCHOFF (W.), 1924. — Ueber die Kopfbildung der Dipterenlarven. III : Die Köpfe der Orthorrhapha-Brachycera-Larven. *Arch. Naturg. Abt.* A, *90*, 1.

BOUCHÉ (P. Fr.), 1834. — Naturgeschichte der Insekten, besonders in Hinsicht ersten Zustande als Larven und Puppen. Berlin.

BRAUER (F.), 1883. — Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien : III. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat., 47*, 1.

BRAUNS (A.), 1954. — Terricole Dipterenlarven. Berlin.

BRAUNS (A.), 1954. — Puppen terricoler Dipterenlarven, Berlin.

BRINLE (A), 1959. — Notes on the British *Rhagionidae* and *Stratiomyiidae* with a Key to the genera. *Ent. Rec.*, 71, 126.

BUCHNER (P.), 1940. — Ueber den Wurmlöwen (*Vermileo vermileo*). *Natur und Volk, 70*, 116.

BUTT (F.), 1960. - Head development in the arthropods. Biol. Reviews, *35*, 43.

CAMERON (A. E.), 1926. — Bionomics of the *Tabanidae (Diptera)* of the Canadian Prairie. *Bull. Entomol. Res., 17*, 1.

CAMERON (A. E.), 1934. — The life-history and structure of *Haematopota pluvialis* L. *(Tabanidae). Trans. R. Soc. Edinburg, 58*, 211.

CHAUDONNERET (J.), 1950. — La morphologie céphalique de *Termitobia domestica* (Pack) (Insecte Apterygote, Thysanoure). *Ann. Sci. Nat.*, 11e série, *12*, 145.

CHAUDONNERET (J.), 1951. — Réflexions sur les prémandibules des larves des Culicides. (Dipt. Némat.). *Bull. Soc. Zool. France, 76*, 399.

COLLIN (J. E.), 1948. — On the classification of the genera allied to *Musca* L. *(Diptera). Proc. Entomol. Soc. London*, série B, *17*, 125.

COOK (E. F.), 1944. — The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. *Microentomology, 9*, 1.

COOK (E. F.), 1949. — The evolution of the head in the larvae of the Diptera. *Microentomology, 14*, 1.

COQUILLET (D. W.), 1883. — On the early stages of the Dipterous fly *Chrysopita foeda* Loew. *Canad. Ent., 15*, 112.

DENIS (J. R.), 1928. — Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles. *Arch. Zool. Exp. Gén., 68*, 1.

DU PORTE (E. M.), 1957. — The comparative morphology of the insect head. *Ann. Rev. Entomol., 2*, 55.

EMDEN (Van F. I.), 1957. — The taxonomic significance of the characters of immature insects. *Ann. Rev. Entomol., 2*, 91.

ENGEL (E. O.), 1929. — Notes on Larvae of South African Diptera belonging to the families *Leptidae* and *Asilidae. Trans. R. Soc. S. Africa, 18*, 147.

FERRIS (G. F.), 1943. — Some fundamental concepts in insect morphology. *Microentomology, 8*, 2.

FERRIS (G. F.), 1948. — The principles of comparative morphology. *Microentomology, 13*, 50.

Source : MNHN, Paris

FREY (R.), 1951. — Studien über ostasiatische Dipteren : III. *Notul. Entomol., Helsingfors, 34*, 1.
GOUIN (F.), 1957. — Etudes sur l'anatomie de la tête larvaire de quelques *Chironomidae* : I (Dipt. Nematoc.). *Ann. Soc. Entomol. France, 126*, 105.
GREENE (C. T.), 1926. — Descriptions of larvae and pupae of two-winged flies belonging to the family *Leptidae*. *Proc. U.S. Nat. Mus., 70*, art. 2, 1.
HAFEZ (M.) and EL-MOURSY (A. A.), 1956. — Studies on desert insects in Egypt. I : Field and laboratory investigation on the worm-lion *Vermileo vermileo* L. *(Diptera : Rhagionidae)*. *Bull. Soc. Entomol. Egypte, 40*, 279.
HAFEZ (M.) and EL-MOURSY (A. A.), 1956. — Studies on desert insects in Egypt. II : On the general biology of *Vermileo vermileo* L., *(Diptera : Rhagionidae)*. *Bull. Soc. Entomol. Egypte, 40*, 333.
HENDEL (F.), 1937. — *Diptera*, in : KÜKENTHAL « Handbuch der Zoologie », 4 (2). Berlin.
HENNIG (W.), 1955. — Bemerkungen zur Synonymie einiger Gattungen der niederen *Brachycera (Diptera : Rhagionidae* und *Stratiomyiidae)*. *Beitr. Entomol., Berlin, 5*, 426.
HENNIG (W.), 1948-52. — Die Larvenformen der Dipteren, Berlin (3 vol.).
HENNIG (W.), 1950. — Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.
HINTON (H. E.), 1948. — On the origin and function of the pupal stage. *Trans. R. Entomol. Soc., London, 99*, 395.
HOBBY (B. M.) and K. G. V. SMITH, 1961. — The immature stages of *Chrysopilus cristatus* (F.) *Dipt. Rhagionidae*). *Entomol. m. Magazine*, 97, 190.
HOLMGREN (N.), 1904. — Zur Morphologie des Insektenkopfes. *Zool. Anzeiger, 27*, 343.
KRIVOSHEINA (N. P.), 1959. — Certain morpho-ecological types of soil larvae of Diptera. (En Russe). *Zhur. Obschei Biol.*, 20, 405.
KRIVOSHEINA (N. P.), 1960. — Peculiarities of the soil inhabiting larvae of the *Rhagionidae, Dolichopodidae* and *Empididae (Diptera)*. (En Russe). *Entomol. Obozrenie*, 39, 144.
LINDNER (E.), 1922. — Beiträge zur Systematik der Familie der *Rhagionidae*. *Konovia, 1*, 134.
LINDNER (E.), 1925. — *Rhagionidae (Leptidae)* In LINDER : Die Fliegen der palaearktischen Region, 20. Stuttgart.
MALLOCH (J. R.), 1917. — A preliminary classification of *Diptera*, exclusive of pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. Part. I. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist., 12*, 161.
MARCHAL (P.), 1897. — Notes d'entomologie biologique sur une excursion en Algérie et en Tunisie. *Mém. Soc. Zool. France, 10*, 5.
MARCHAL (P.), 1903. — Sur la biologie larvaire de *Leptis tringaria* Meigen (Dipt.) *Bull. Soc. Entomol. France*, année 1903, 233.
MARCHAND (W.), 1920. — The early stages of *Tabanidae* (horse flies). *Monogr. Rockefeller Inst. Med. Res., 19*, 1.
MAULIK (S.), 1933. — On the structure of larvae of Hispine Beetles : III. *Proc. Zool. Soc., London*, 669.
MEIJERE (J. C. H.), 1916. — Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und puppen. *Zool. Jahrb. Syst., 40*, 177.
PECHUMAN (L. L.), 1938. — A synopsis of the world species of *Vermileo*. *Bull. Brooklyn Entomol., 33*, 84.
SCHREMMER (Fr.), 1951. — Die Mundteile der Brachycerenlarven und Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. *Oesterr. Zool. Zschr., 3*, 326.
SCHREMMER (Fr.), 1956. — Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. *Zool. Anzeiger*, Suppl. 1956, 301.
SNODGRASS (R. E.), 1935. — Principles of Insects morphology. New York.
SNODGRASS (R. E.), 1947. — The insect cranium and the « epicranial suture ». *Smiths. Miscell. Coll., Washington, 107* (7), 1.

Source : MNHN, Paris

SNODGRASS (R. E.), 1950. — Comparative studies of the jaws of mandibulate Arthropods. *Smiths. Misc. Coll., Washington, 116* (1), 1.
SNODGRASS (R. E.), 1953. — The metamorphosis of a fly's head. *Smiths. Misc. Coll., Washington, 122* (3), 1.
SNODGRASS (R. E.). 1960. — Facts and theories concerning the Insect head. *Smiths. Misc. Coll., Washington, 142* (1), 1.
STAMMER (J.), 1924. — Die Larven der Tabaniden. *Zeits. f. Morphol. Oekol. d. Tiere, 1*, 121.
STUCKENBERG (B. R.), 1955. — New and little-known South African *Rhagionidae (Diptera). J. Entomol. Soc. S. Afr., Pretoria, 18*, 255.
VIMMER (A.), 1912. — Uber den Hypopharynx einiger Dipterenlarven aus der Unterordnung *Orthorrhapha. Soc. Entomol. Stuttgart, 27*, 103.
VIMMER (A.), 1931. — Einige Ergänzungen zur Anatomie der Larve von *Vermileo*, nebst Bemerkungen über die Mundwerkzeuge der Larven der Fam. *Rhagionidae* im Allgemeinen. *Acta Soc. Entomol. Czech., Prague, 38*, 47.
VOGLER (C. H.), 1900. — Weitere Beiträge zur Kenntniss von Dipterenlarven. *Zeitschr. Entomol., 5*, 289.
WHEELER (W. M.), 1930. — Demons of the dust. New York.
ZETTERSTEDT (J. W.), 1842. — Diptera Scandinaviae disposita et descripta. Lund. T. I.

Achevé d'imprimer le 15 janvier 1963.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant:* Prof. E. SÉGUY

PIERRE ANDRÉ, IMP., 244 BOULEVARD RASPAIL, PARIS 14,
Dépot légal : 1er trimestre 1963.

BIBL DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Planches

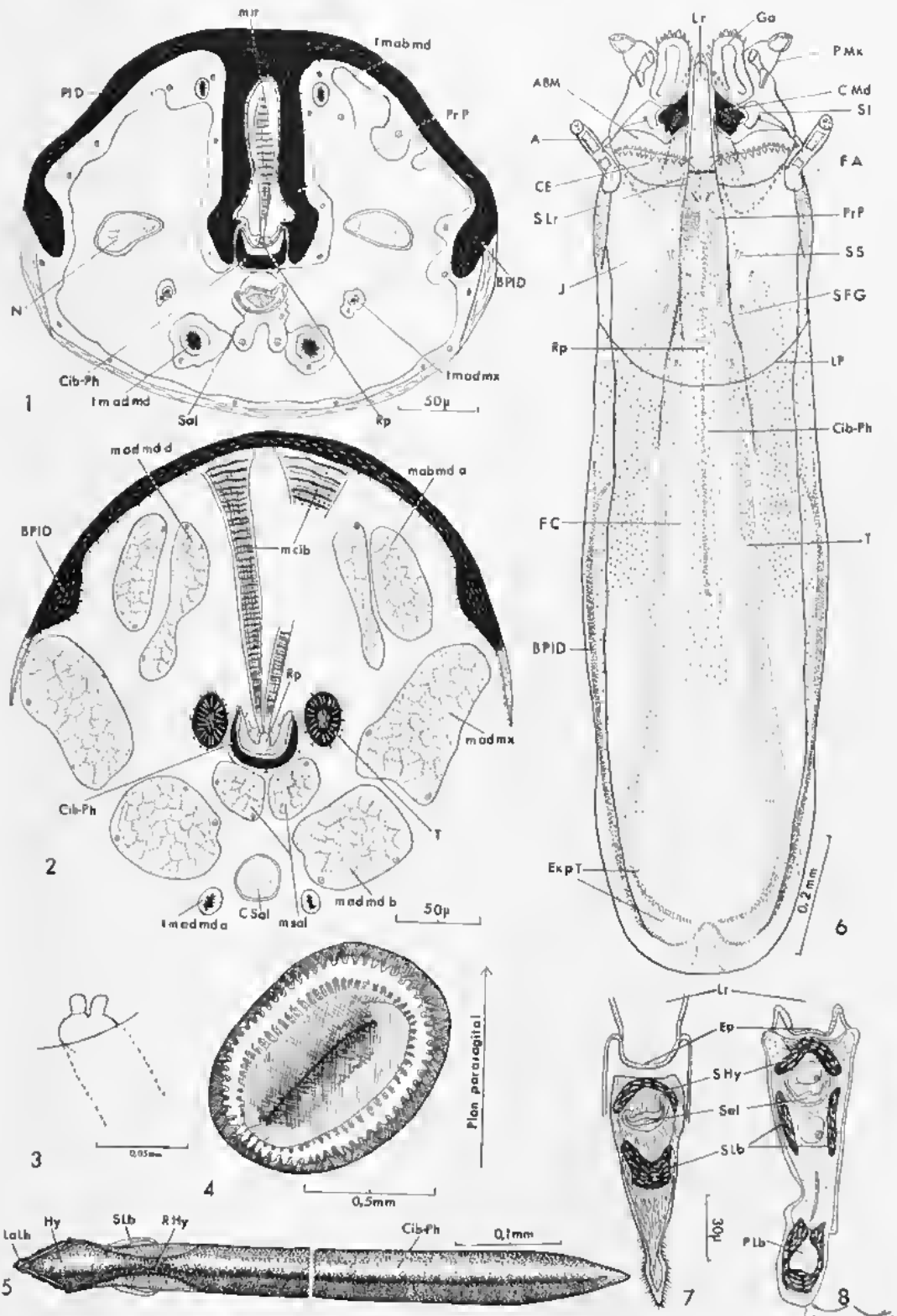
Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

Chrysopilus auratus

Fig. 1. — Coupe transversale de la tête au niveau des phragmes paraclypéaux.
Fig. 2. — Coupe transversale de la tête passant postérieurement aux phragmes paraclypéaux.
Fig. 3. — Stigmate antérieur.
Fig. 4. — Stigmate postérieur.
Fig. 5. — Vue dorsale de la partie sclérotisée (plancher) du cibarium-pharynx et de l'hypopharynx.
Fig. 6. — Vue dorsale de la tête. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position de repos.
Fig. 7-8. — Coupes transversales passant à deux niveaux successifs du labium.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

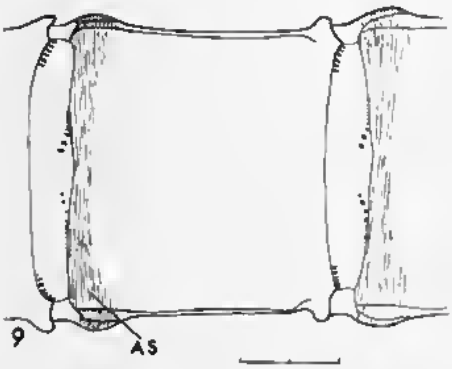
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11

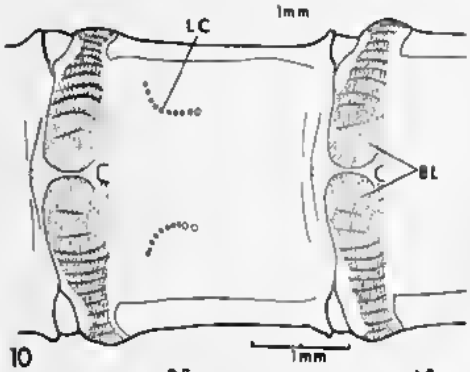
Chrysopilus auratus et *Vermileo vermileo*

Fig. 9-11. — *C. auratus*. 5e segment abdominal. 9 : Vue dorsale. 10 : Vue ventrale. 11 : Vue latérale.
Fig. 12. — *V. vermileo*. Vue latérale du premier segment abdominal.
Fig. 13. — *C. auratus*. Vue ventrale de la région terminale de l'abdomen.
Fig. 14. — *V. vermileo*. Vue dorsale de la région antérieure de la tête. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position de repos.
Fig. 15. — *V. vermileo*. Stigmate postérieur.

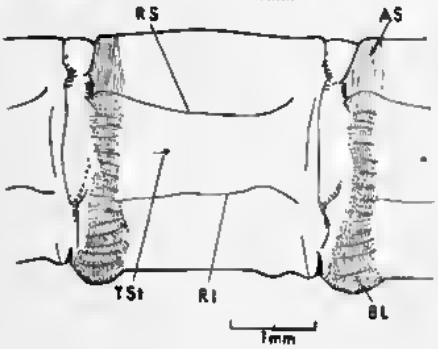
Source : MNHN, Paris



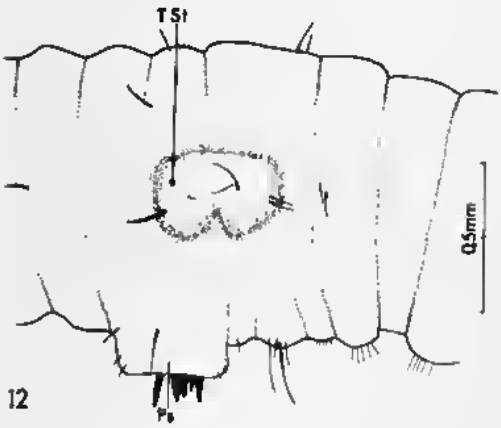
9



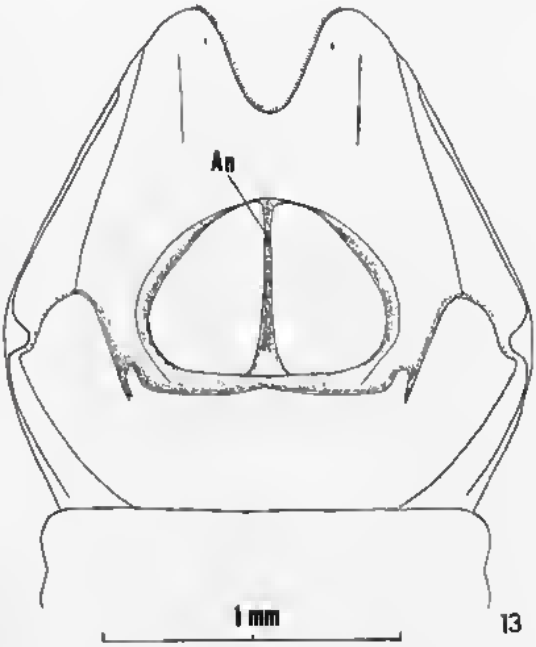
10



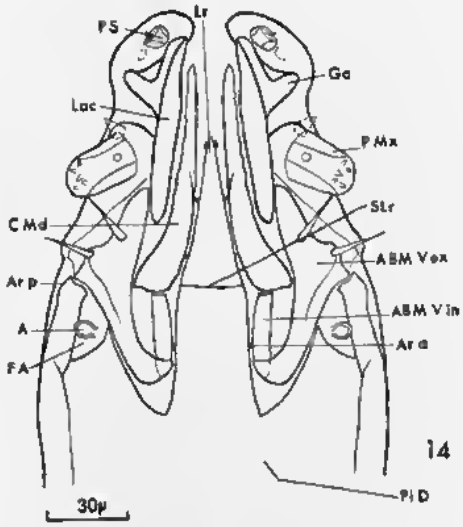
11



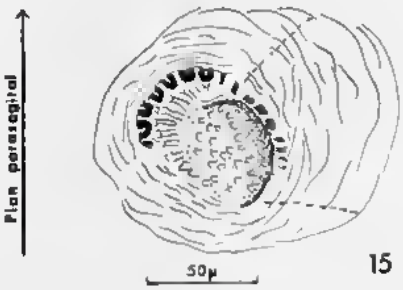
12



13



14



15

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Chrysopilus auratus

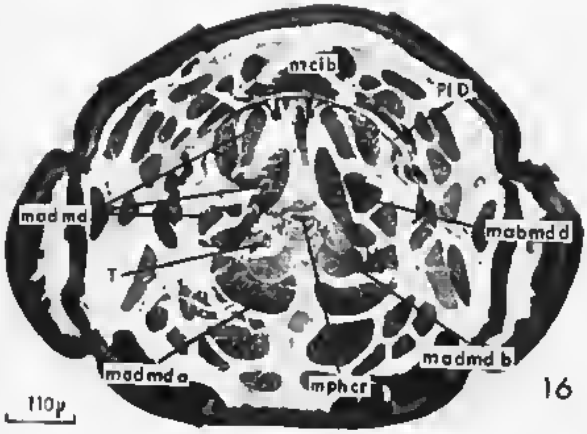
Fig. 16. — Coupe transversale de la tête passant par la zone intermédiaire entre le cibarium-pharynx et l'œsophage.

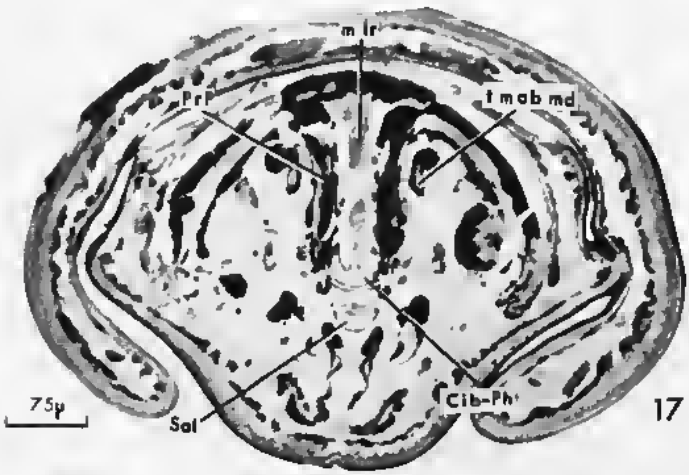
Fig. 17 — Coupe transversale de la tête au niveau des phragmes paraclypéaux.

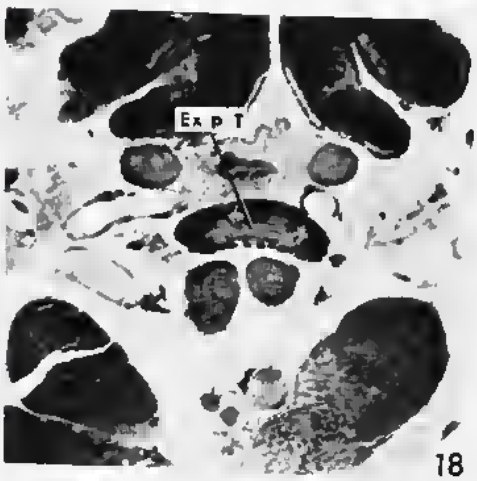
Fig. 18. — Coupe transversale de la tête passant par le point de confluence des deux bâtonnets tentoriaux.

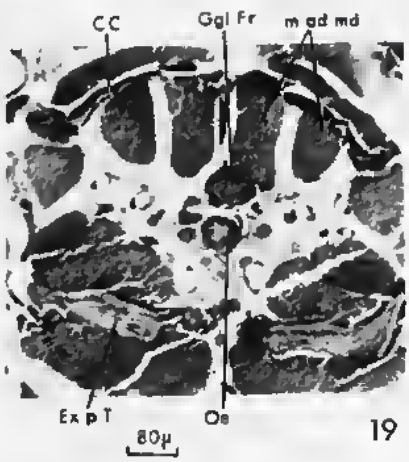
Fig. 19. — Coupe transversale de la tête passant par le ganglion frontal.

Source : MNHN, Paris









PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Chrysopilus auratus

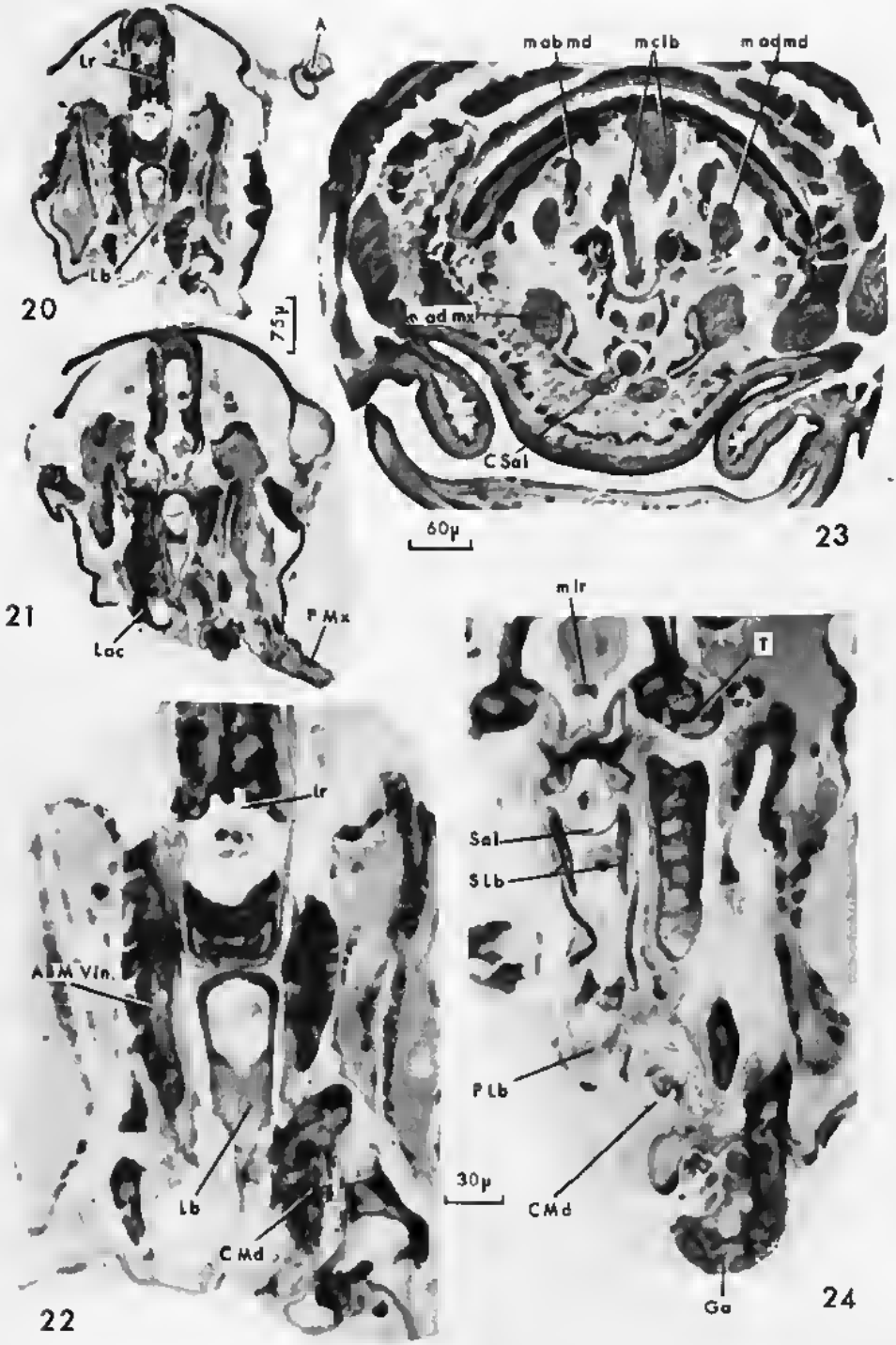
Fig. 20-21. — Coupes transversales successives, un peu obliques, intéressant l'ensemble des pièces buccales.

Fig. 22. — Partie d'une coupe transversale entre les deux précédentes.

Fig. 23. — Coupe transversale de la capsule céphalique à un niveau légèrement postérieur aux phragmes paraclypéaux.

Fig. 24. — Partie d'une coupe transversale passant par un niveau légèrement postérieur à celui de la fig. 21.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE V

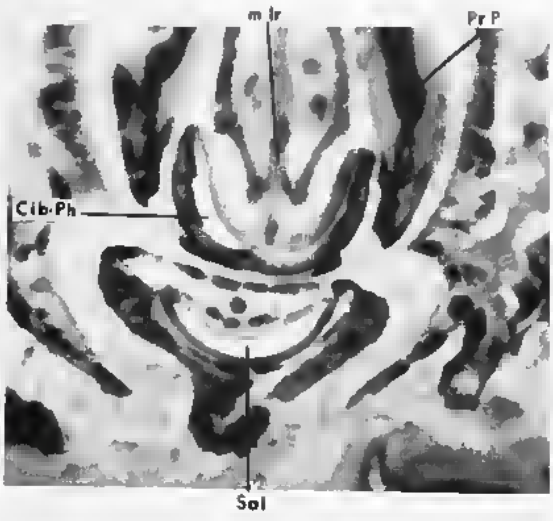
Chrysopilus auratus

Fig. 25. — Coupe transversale de la tête passant dans la région antérieure des phragmes paraclypéaux.

Fig. 26-28. — Coupes transversales successives passant par la mandibule, le labre et le labium.

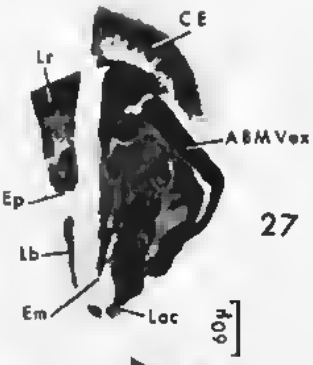
Fig. 29. — Coupe transversale passant au niveau de la partie postérieure de l'article basal de la mandibule.

Source : MNHN, Paris



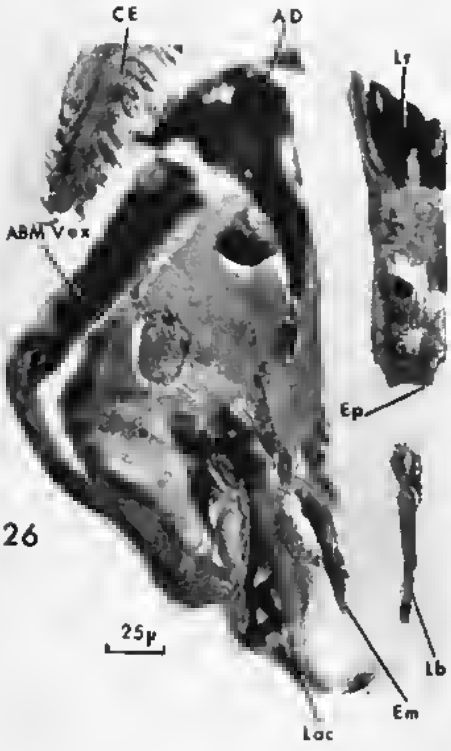
25

30μ

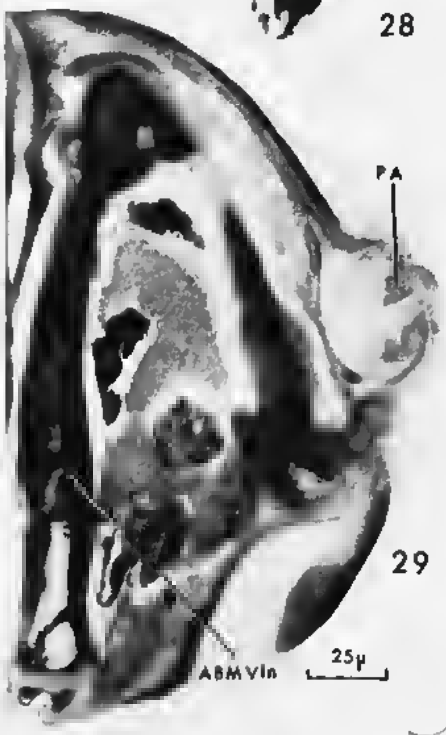


27

28



26



29

DIGL DU MUSEUM D'HIST. NAT. LER

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

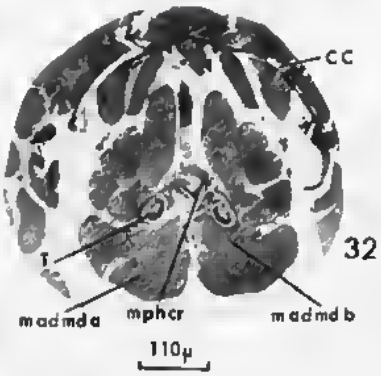
Chrysopilus auratus

Fig. 30. — Coupe transversale passant par le ganglion frontal.
Fig. 31. — Coupe transversale passant pratiquement dans le plan médian de la tête.
Fig. 32. — Coupe transversale de la tête au niveau de la zone intermédiaire entre le cibarium-pharynx et l'œsophage.
Fig. 33. — Coupe légèrement postérieure à celle de la fig. 30.

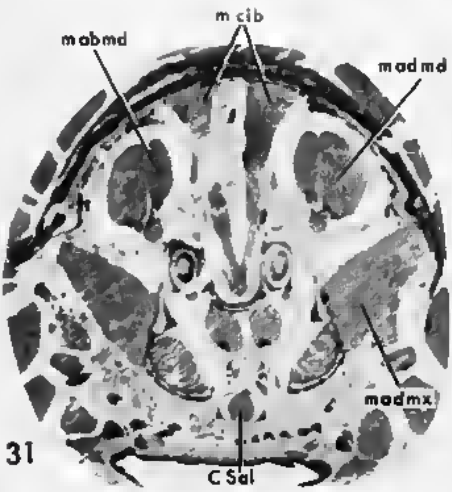
Source : MNHN, Paris

30

40µ

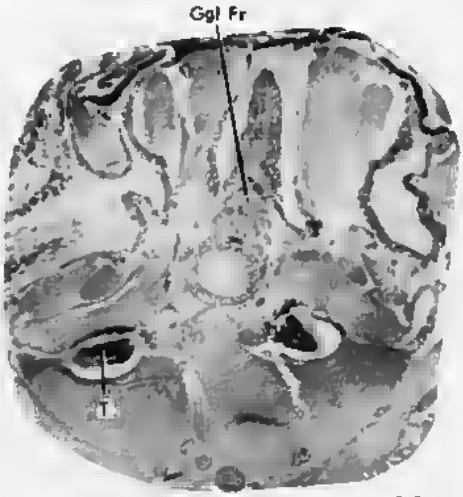


32



31

75µ



80µ

33

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

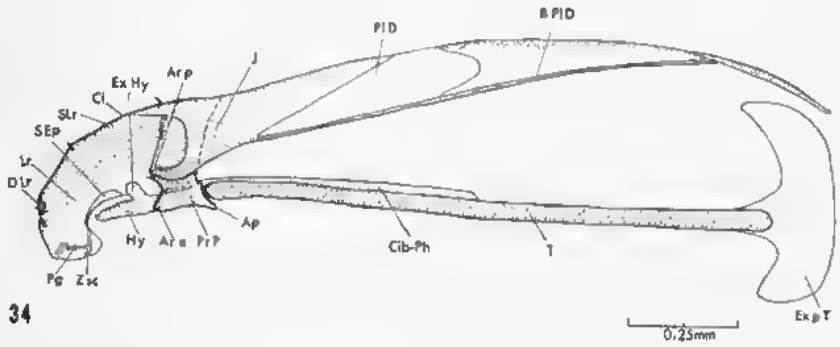
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

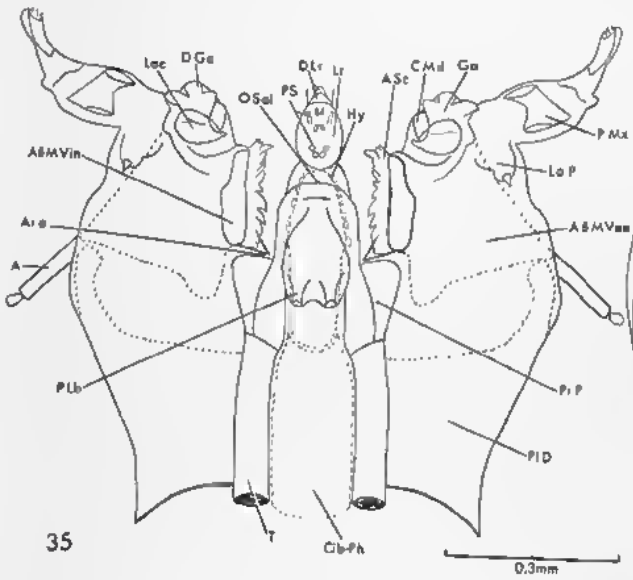
Rhagio scolopaceus

Fig. 34. — Eléments squelettiques de la capsule céphalique.
Fig. 35. — Vue ventrale de la région antérieure de la tête. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position de repos.
Fig. 36. — Vue ventrale de la région terminale de l'abdomen.
Fig. 37-39. — 5e segment abdominal. 37 : Vue ventrale. 38 : Vue latérale. 39 : Vue dorsale (à la place de RL lire BL).

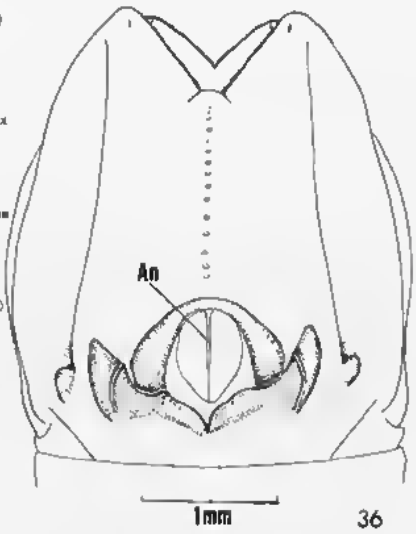
Source : MNHN, Paris



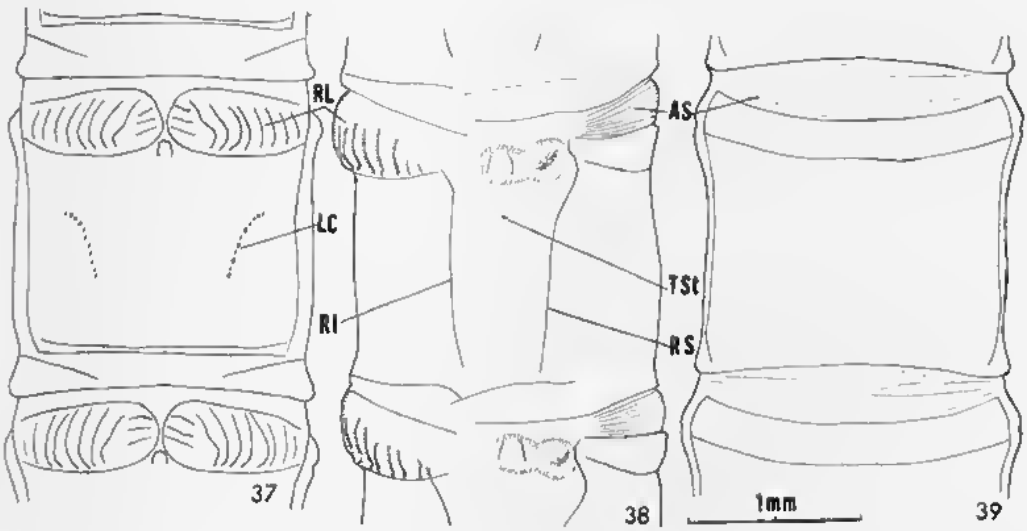
34



35



36



37 38 39

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VIII

Rhagio scolopaceus et *Chrysopilus auratus*

FIG. 40-42. — *C. auratus*. Coupes transversales, un peu obliques, passant par des niveaux successifs du labre.

FIG. 43. — *R. scolopaceus*. Vue dorsale de la tête. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position de repos.

FIG. 44. — *R. scolopaceus*. Vue ventrale de la région antérieure de la larve. Les complexes mandibulo-maxillaires sont en position d'adduction.

FIG. 45. — *R. scolopaceus*. Vue dorsale de la capsule céphalique montrant les muscles qui ont leur insertion sur la plaque dorsale (à demi-schématique).

FIG. 46-47. — *R. scolopaceus*. Coupes transversales du labre à deux niveaux successifs.

Source : MNHN, Paris

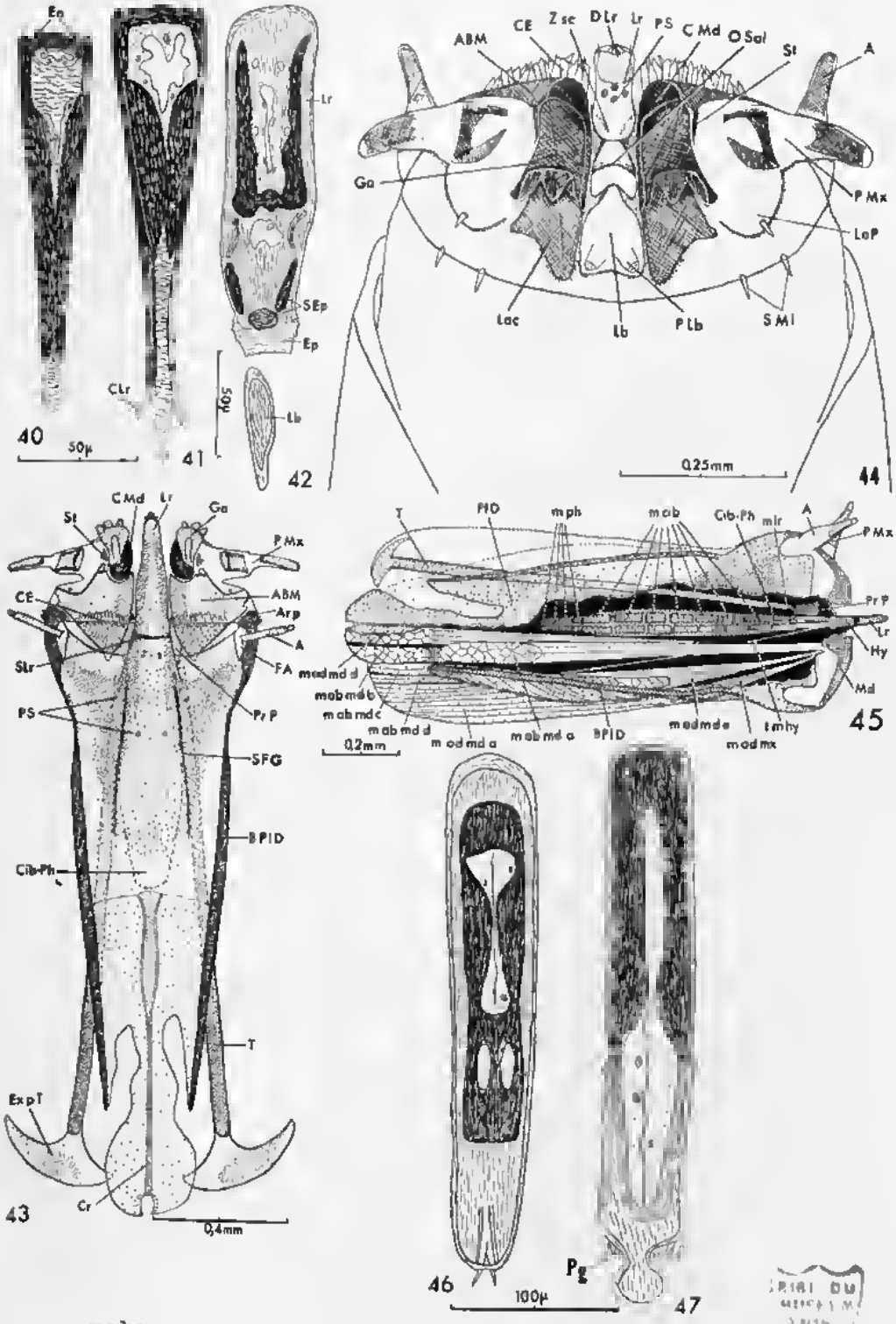
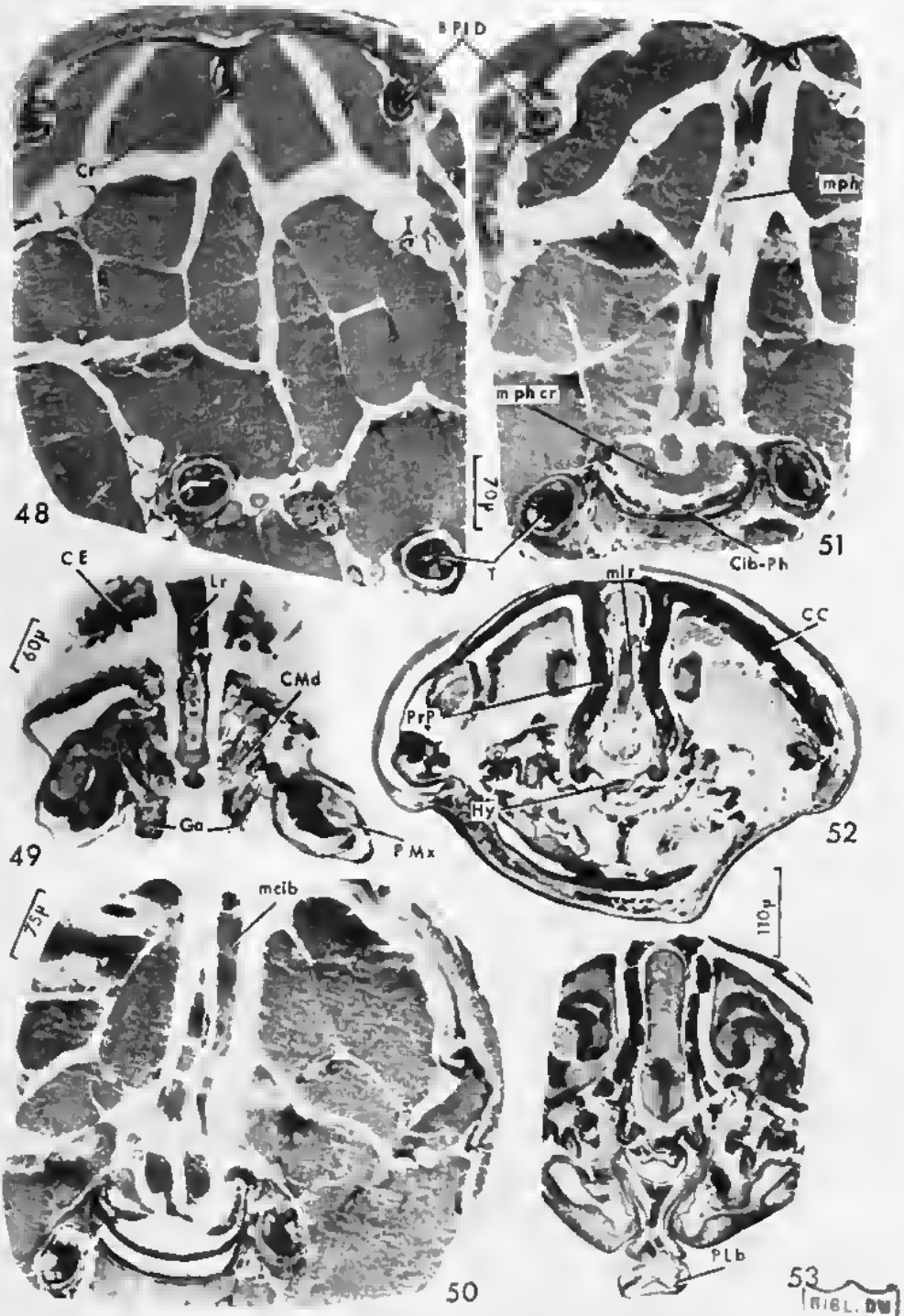

Ep
CLr
Lr
SEp
Ep
Lb
40
50µ
41
42
ABM
CE
Zsc
DLr
Lr
PS
CMd
OSal
St
A
Ga
PMx
LaP
Lac
Lb
PLb
SMl
0,25mm
44
CMd
Lr
St
Ga
PMx
CE
ABM
Arp
A
Str
FA
PS
PrP
SFG
BPID
Clb-Ph
T
ExpT
Cr
43
0,4mm
T
PhD
mph
mab
Clb-Ph
mlr
A
PMx
PrP
Lr
Hy
Md
mabmdd
mabmdc
mabmdb
mabmda
mabmdd
mabmda
BPID
mabmda
mabmdc
mabmdb
mabmdd
0,2mm
mabmda
mabmdc
mabmdb
mabmdd
mabmda
mabmdc
mabmdb
mabmdd
mabmda
mabmdc
mabmdb
mabmdd

PLANCHE IX

Rhagio scolopaceus

Fig. 48. — Partie d'une coupe transversale montrant la crête interne postérieure de la plaque dorsale.
Fig. 49. — Coupe transversale, oblique, de la région antérieure des pièces buccales.
Fig. 50. — Coupe transversale de la tête passant pratiquement dans le plan médian.
Fig. 51. — Coupe transversale de la tête passant au niveau des muscles pharyngiens.
Fig. 52. — Coupe transversale de la tête au niveau des phragmes paraclypéaux.
Fig. 53. — Coupe transversale à un niveau légèrement antérieur à celui de la fig. 52, passant par les palpes labiaux.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE X

Rhagio scolopaceus

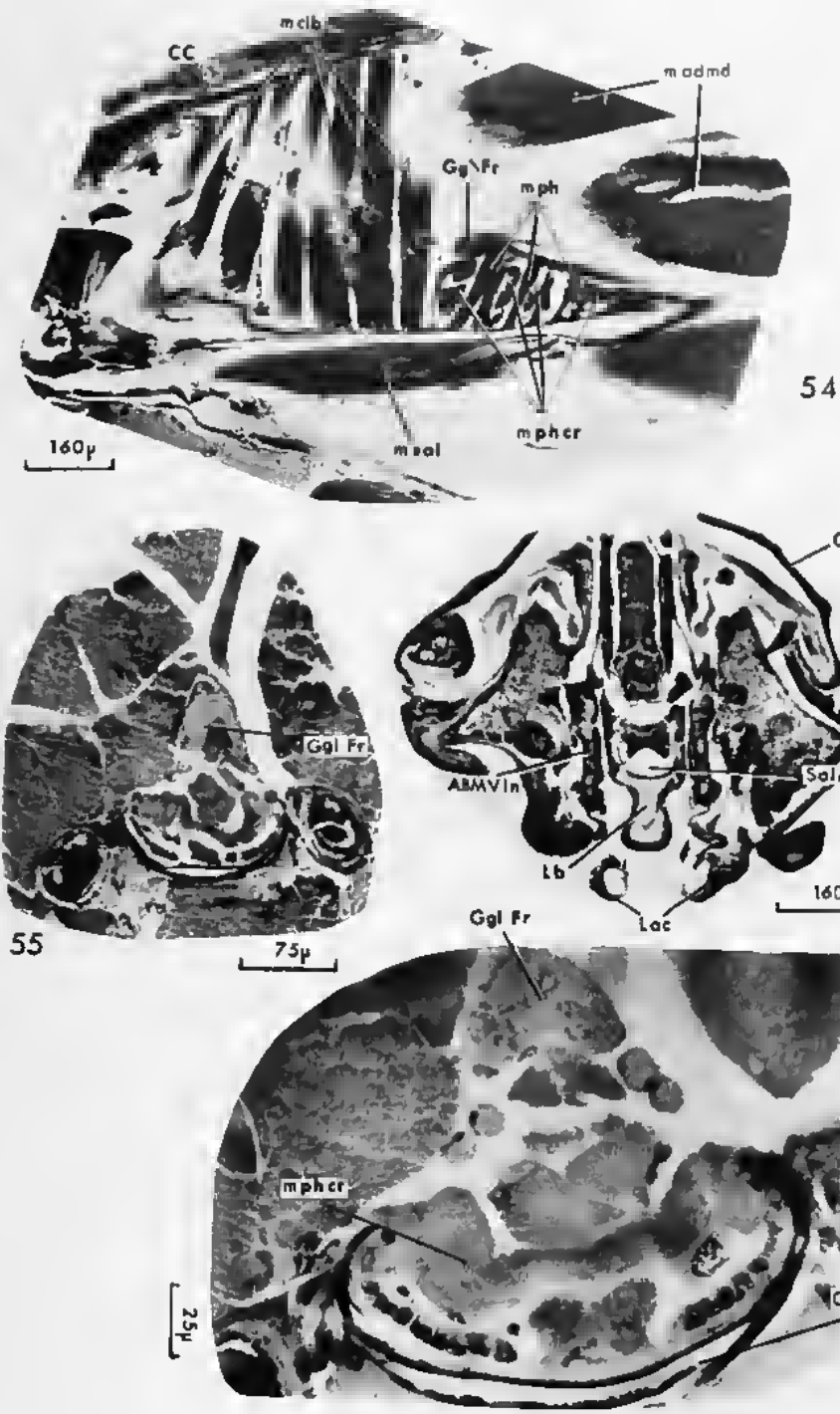
Fig. 54. — Partie d'une coupe parasagittale de la tête montrant la région postérieure du cibarium-pharynx.

Fig. 55. — Partie d'une coupe transversale passant au niveau du ganglion frontal.

Fig. 56. — Coupe transversale de la tête passant dans la région antérieure des phragmes paraclypéaux.

Fig. 57. — Partie d'une coupe transversale de la tête au niveau du ganglion frontal.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XI

Rhagio scolopaceus

Fig. 58. — Partie d'une coupe sagittale de la tête montrant le labre, l'hypopharynx et l'orifice salivaire.

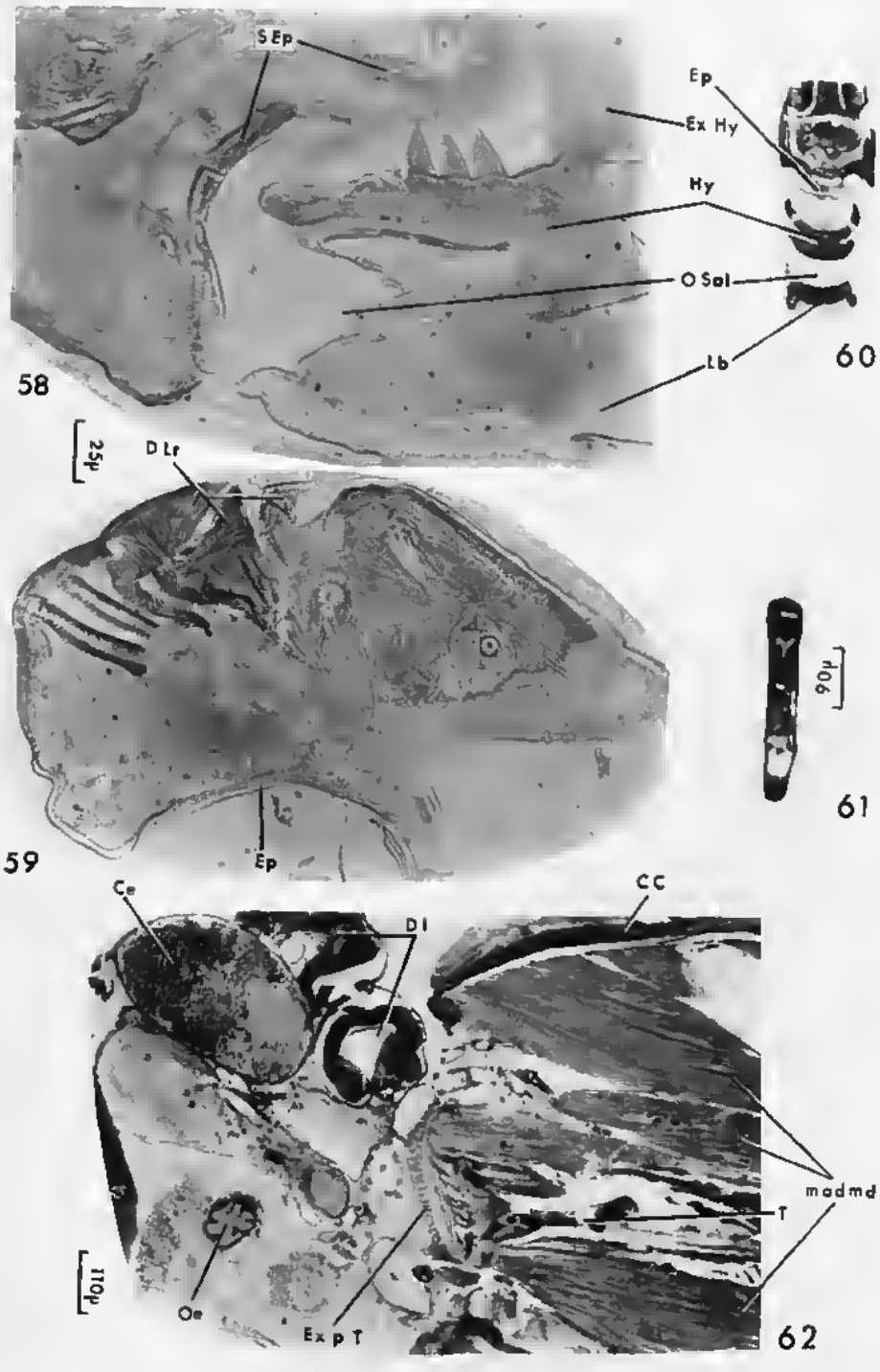
Fig. 59. — Coupe sagittale du labre.

Fig. 60. — Coupe transversale du labre et du labium.

Fig. 61. — Coupe transversale du labre à un niveau antérieur à celui de la figure précédente (fig. 60).

Fig. 62. — Coupe parasagittale de la tête montrant la position du cerveau par rapport à la capsule céphalique.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

LIBRL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

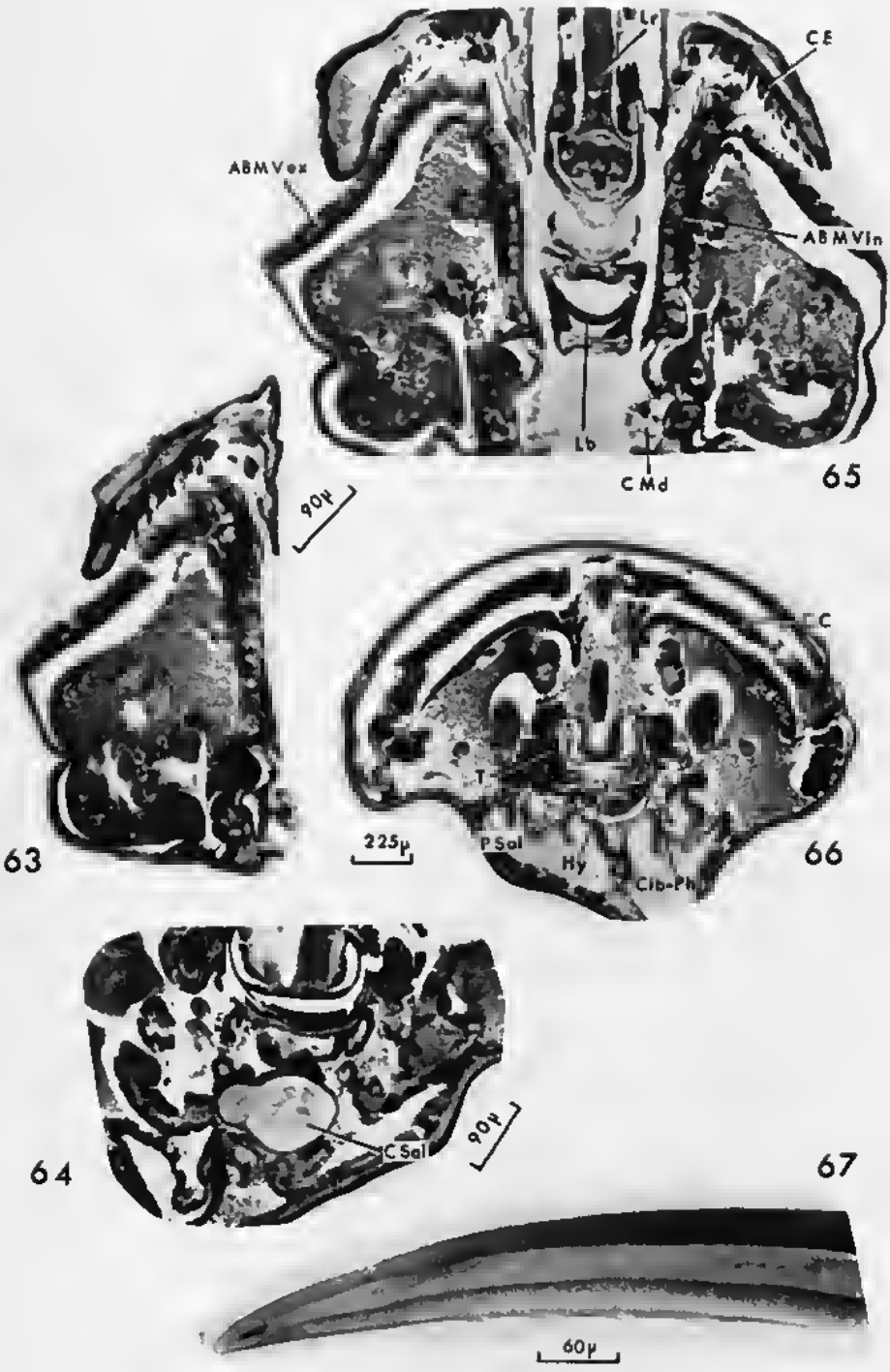
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XII

Rhagio scolopaceus

Fig. 63. — Coupe transversale de l'article basal de la mandibule.
Fig. 64. — Coupe transversale de la tête au niveau de la confluence des deux canaux salivaires.
Fig. 65. — Coupe transversale de la tête intéressant l'ensemble des pièces buccales.
Fig. 66. — Coupe transversale de la tête passant juste après les phragmes paraclypéaux au niveau de l'union de la partie sclérotisée (plancher) du cibarium-pharynx et de l'hypopharynx.
Fig. 67. — Le crochet mandibulaire.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIII

Vermileo vermileo

Fig. 68. — Vue dorsale de la capsule céphalique montrant les muscles qui ont leur insertion sur la plaque dorsale (à demi-schématique).

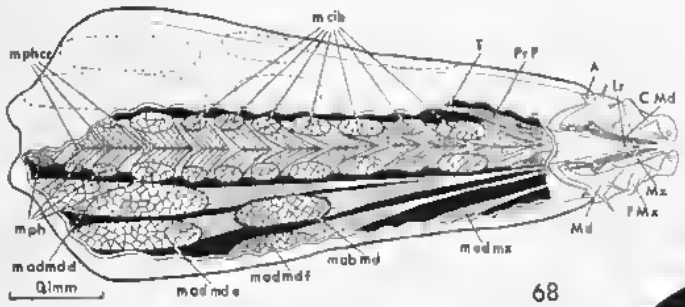
Fig. 69. — Coupe transversale de la tête passant par la zone intermédiaire entre le cibarium-pharynx et l'œsophage (pharynx).

Fig. 70. — Partie d'une coupe transversale de la tête passant à un niveau postérieur aux phragmes paraclypéaux.

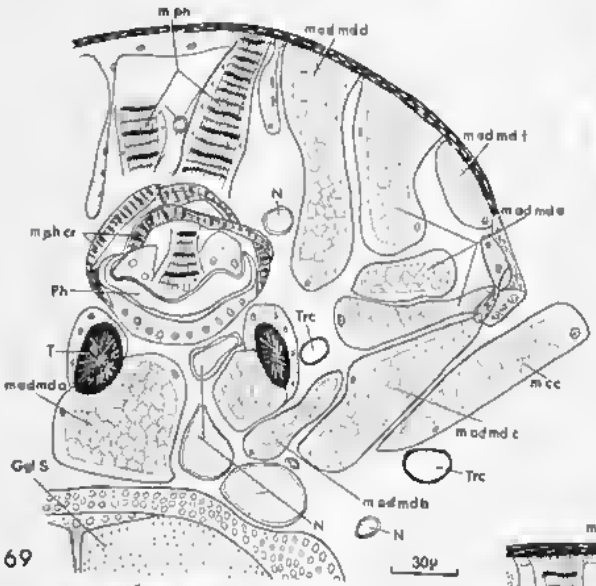
Fig. 71. — Coupe transversale de la tête, un peu oblique, passant par la région antérieure des phragmes paraclypéaux.

Fig. 72. — Partie d'une coupe transversale de la tête passant pratiquement dans le plan médian de la tête.

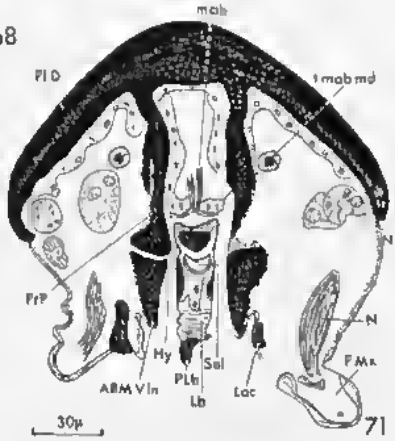
Source : MNHN, Paris



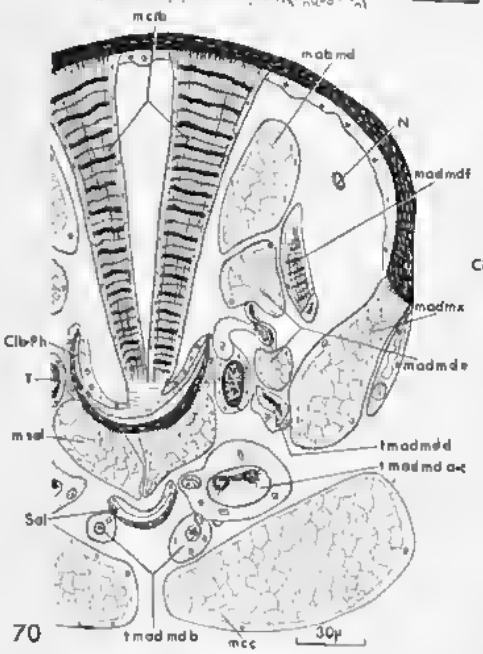
68



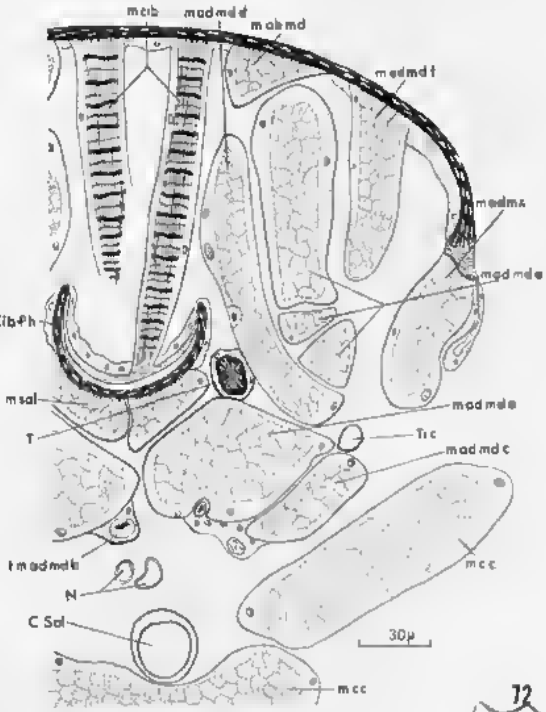
69



71



70



72

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

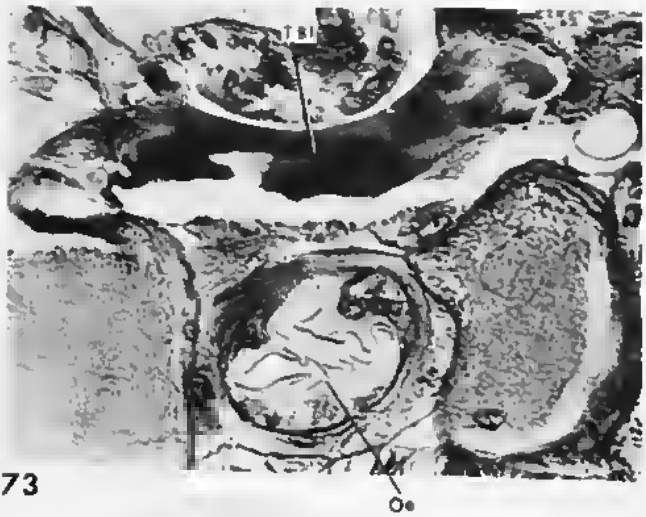
Source : MNHN, Paris

PLANCHE XIV

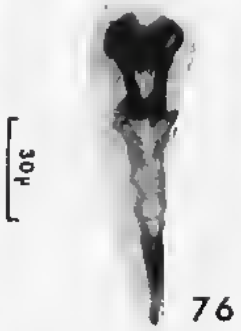
Vermileo vermileo

Fig. 73. — Coupe transversale de la tête montrant la confluence des branches inférieures du tentorium.
Fig. 74. — Stigmate postérieur.
Fig. 75. — Coupe transversale passant dans la région médiane de la tête.
Fig. 76. — Coupe transversale du labre.
Fig. 77. — Coupe transversale passant par le ganglion frontal.

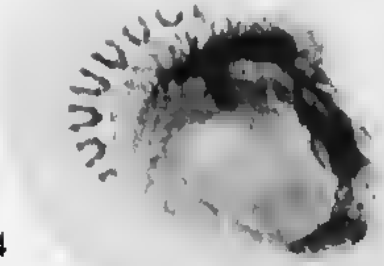
Source : MNHN, Paris



73

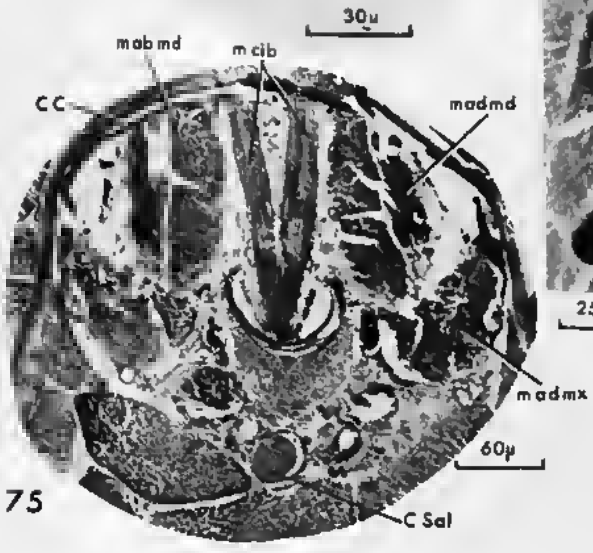


76



74

77



75

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XV

Vermiteo vermiteo

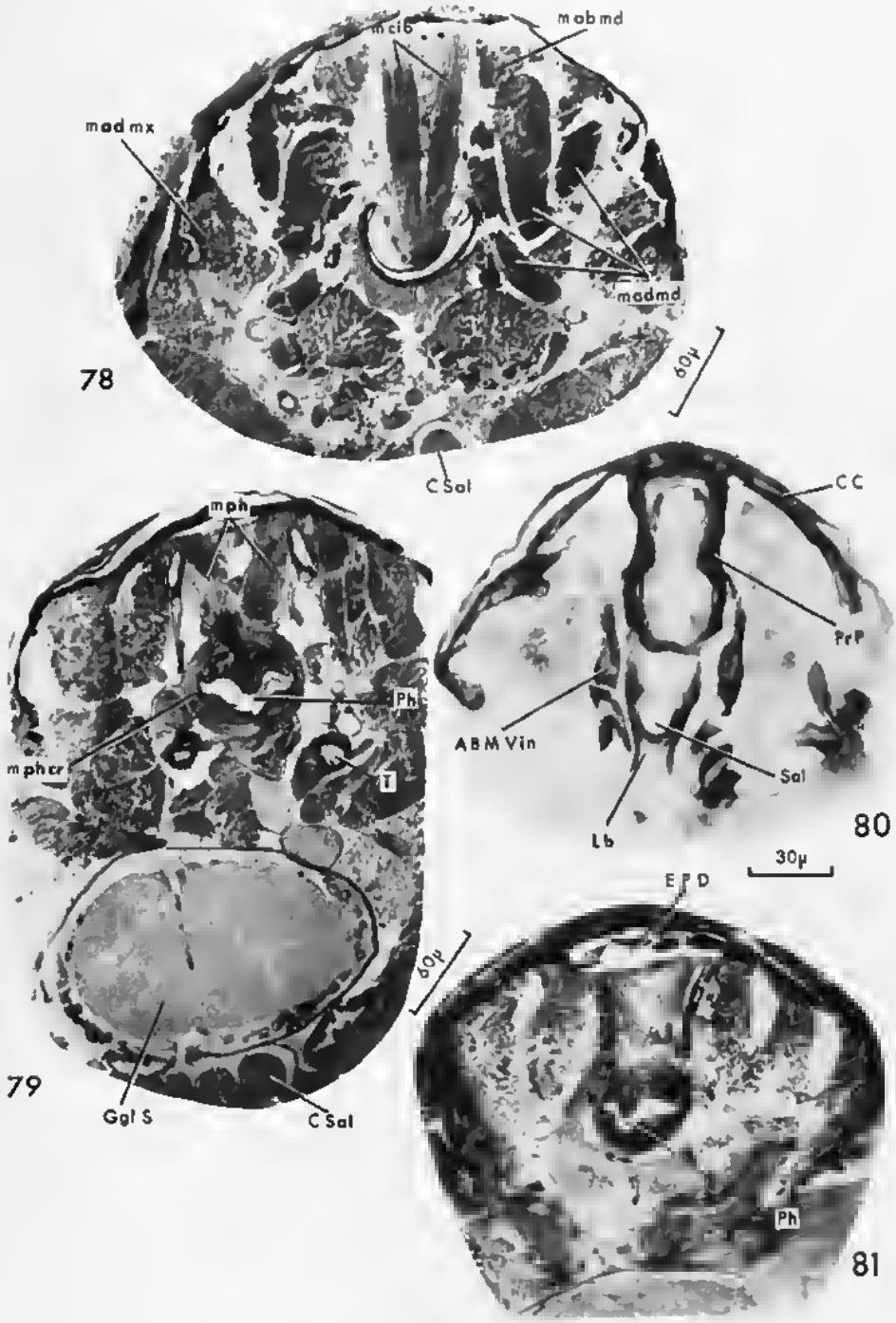
Fig. 78. — Coupe transversale passant par la région médiane de la tête. (Coupe postérieure à celle de la Pl. XIV, fig. 75).

Fig. 79. — Coupe transversale passant à un niveau légèrement postérieur à celui du ganglion frontal (Pl. XIV, fig. 77).

Fig. 80. — Coupe transversale de la tête passant dans la région antérieure des phragmes paraclypéaux.

Fig. 81. — Coupe transversale au niveau de l'épaississement du bord postérieur de la plaque dorsale.

Source : MNHN, Paris



PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE XVI

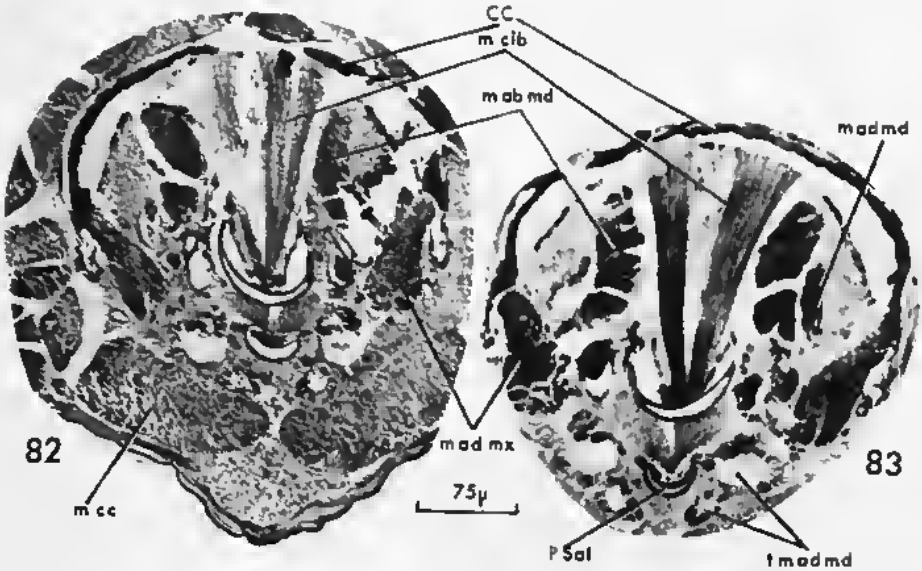
Vermiteo vermiteo

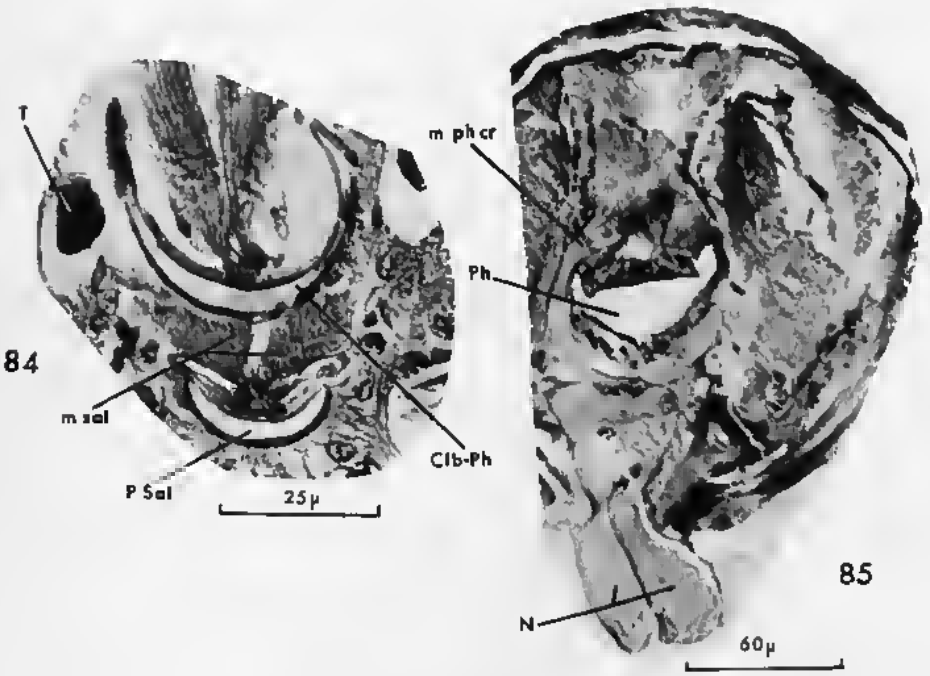
Fig. 82-83. — Coupes transversales de la tête à des niveaux successifs (antérieures à celle de la Pl. XIV, fig. 75).

Fig. 84. — Partie d'une coupe transversale au niveau de la pompe salivaire.

Fig. 85. — Coupe transversale à un niveau légèrement antérieur à celui de la Pl. XV, fig. 81.

Source : MNHN, Paris





PIÈCES BUCCALES LARVAIRES DES RHAGIONIDAE

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris